Philosophisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Basel

Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

Mit 24 Textfiguren.

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Suzanne BLOCH geb. Weil

von Basel.

1937
DRUCKEREI A. KUNDIG
GENF

Abhandlung Nr.

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546701_0131

Philosophisch-Naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Basel

Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

Mit 24 Textfiguren.

INAUGURALDISSERTATION

zur

Erlangung der philosophischen Doktorwürde
vorgelegt der
Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät
der Universität Basel

von

Suzanne BLOCH geb. Weil

von Basel.

1937
DRUCKEREI A. KUNDIG
GENF

Abhandlung Nr.

R. UNIV
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Genehmigt von der philosophisch-naturwissenschaftlichen Fakultät auf Antrag der Herren Professoren

Dr. A. Portmann und Dr. E. Handschin.

Basel, den 1. Juni 1937.

Prof. H. Zickendraht,
Dekan.

CURRICULUM VITÆ.

Ich, Suzanne Yvonne Bloch geb. Weil, von Basel, bin geboren in Basel am 1. Oktober 1892 als Tochter des Kaufmanns Joël Weil von Basel (gest. am 6. Oktober 1919) und seiner Gattin Henriette geb. Olff. Ich besuchte die hiesige Primarschule (1899-1903), dann die untere und obere Töchterschule mit Gymnasialklassen und bestand 1912 die Maturität am Basler Gymnasium.

Im Frühjahr 1932 liess ich mich an der philosophischen Fakultät der hiesigen Universität immatrikulieren. Ich besuchte die Vorlesungen und Übungen der folgenden Herren Professoren und Dozenten: Edlbacher, Fichter, Geiger, Geigy, Häberlin, Handschin, Hediger, Portmann, Rupe, Schuepp, Senn. Es ist mir eine angenehme Pflicht, allen diesen Herren, vor allem Herrn Prof. Portmann, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit entstanden ist, meinen herzlichen Dank auszusprechen.

Tome 45, nº 3. — Janvier 1938.

Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese von Süsswasserpulmonaten mit besonderer Berücksichtigung der Mitteldarmdrüse

von

S. BLOCH

Mit 24 Textfiguren.

INHALT:

Seite

Einleitung 158
Material und Technik 160

I. Teil:

Biologische Beobachtungen:

a) Allgemeines über die Laichgallerten 161
b) Das Ausschlüpfen 169
c) Das Verhalten der frischgeschlüpften Tiere 170

II. Teil:

Entwicklung und Struktur des Verdauungskanals:

a) Die Ontogenese der einzelnen Darmabschnitte . . . 175
b) Die histologische Differenzierung der definitiven Mitteldarmdrüse 196

III. Teil:

Die Nuchalzellen 208
Zusammenfassung 216
Literatur 219

EINLEITUNG.

Die Ontogenese der Süsswasserpulmonaten ist von älteren Autoren (Lereboullet 1862, Lankester 1874, Rabl 1875, 1879, Fol 1879/80, Wolfson 1880) sehr genau beobachtet und beschrieben worden. Da aber die mikroskopische Technik damals noch zu wenig entwickelt war, um an diesem schnittechnisch ziemlich schwierigen Material mit Erfolg angewandt zu werden, machten diese Forscher ihre Beobachtungen meist am lebenden Tiere oder an Total-Präparaten. Es ist daher verständlich, dass ihre Beschreibungen, obwohl sie zum Teil erstaunlich genau und zutreffend sind, doch manche Fragen im Unklaren lassen mussten. Auch widersprachen sich ihre Behauptungen sehr oft und wurden jeweilen aufs heftigste bekämpft und verfochten, ohne dass letzten Endes die Richtigkeit der einen oder andern Ansicht einwandfrei erwiesen worden wäre.

So erscheint es verständlich, dass verschiedene spätere Forscher einige dieser unabgeklärten Fragen mit den erweiterten Möglichkeiten der heutigen mikroskopischen Technik untersucht haben.

In neuerer Zeit haben sich Holmes (1900) und Wierzejski (1905) eingehend mit der Embryogenese der Süsswasserpulmonaten beschäftigt. Aber Holmes berücksichtigte nur die Furchung und Keimblätterbildung, und auch Wierzejski richtete sein Hauptaugenmerk auf die erste Periode der Entwicklung und suchte namentlich die Herkunft der Organanlagen von den ursprünglichen Blastomeren abzuleiten. Beide Forscher verfolgten vor allem die Schicksale der Zellgenerationen, und wenn auch Wierzejskis Untersuchungen sich über die ganze Embryonal-Periode erstrecken, so hat er doch nicht alle Fragen der späteren Organogenese eingehend untersucht, sodass auch hier noch manches offen blieb.

Es sind daher viele Probleme dieser Embryogenese nachzuprüfen, ungelöste Fragen zu klären und bei umstrittenen Behauptungen zu entscheiden, welche der sich widersprechenden Ansichten zu bestätigen sei.

In der vorliegenden Arbeit ist versucht worden, dies für einige Punkte zu tun. Die Fragestellung bringt es mit sich, dass ich

jeweilen zuerst die Ansicht der verschiedenen Autoren kurz wiedergeben muss, bevor ich die Resultate meiner eigenen Beobachtungen mitteile.

Die hauptsächliche Problemstellung sei im folgenden kurz angedeutet.

Die Entwicklung der Süsswasserschnecken wird als eine „direkte" bezeichnet. Das die Eihülle verlassende Tier erscheint äusserlich als eine der erwachsenen ähnliche Schnecke mit harter Kalkschale. Es bewegt sich selbständig, verschafft sich seine Nahrung und lebt wie das erwachsene Tier. Es fehlen ihm zwar noch die Geschlechtsorgane, sie werden im Laufe der postembryonalen Periode gebildet. Die Anlage noch fehlender Organe, auch wenn sie postembryonal erfolgt, gehört zur direkten Entwicklung. Unterscheidet sich aber das schlüpfende Junge vom adulten Tiere ausserdem noch durch den Besitz sogenannter Larvenorgane, die später wieder abgebaut werden, so sprechen wir von einer Metamorphose; das Junge ist eine Larve, mit dem Verlust der transitorischen Organe wird es zum Jungtier.

Wie steht es nun in diesem Punkte mit den Wasserpulmonaten ? Entspricht die innere Struktur des schlüpfenden Tieres dem äussern, anscheinend adulten Bau ? Oder besitzt es gewisse embryonale oder larvale Organe, die es zur Larve stempeln ? Werden ferner in der eigentlichen Embryonalperiode, dem Abschnitt der Ontogenese, der sich im Innern der Eihüllen abspielt, alle Organe in direkter Folge angelegt, oder finden wir vielleicht in dieser Zeit Larvenorgane, die nach Erfüllung ihrer Funktion verschwinden ? Sind gewisse Organe des Embryos, die dem erwachsenen Tiere fehlen, wie der Eiweiss-Sack oder die Nuchalzellen, Frühstadien von Organen des fertig ausgestalteten Tieres, oder sind sie besondere Organe der Jugendphase ? Und wenn sie es sind, fällt das Ende ihrer Lebensdauer und ihr Verschwinden mit dem Zeitpunkt des Schlüpfens zusammen ?

Die Ansichten der Autoren über diese Fragen lauten entweder widerspruchsvoll oder sehr unbestimmt, sodass sich die Aufgabe stellt, diese Punkte nachzuprüfen, um entscheiden zu können, welcher Entwicklungstypus vorliegt.

MATERIAL UND TECHNIK.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an Eiern und Embryonen von *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* L., *Lymnaea (Stagnicola) palustris* Müller, *Planorbis (Planorbis) corneus* L. und *Physa (s. s.) acuta* Drap. vorgenommen.

Es ergaben sich keine wesentlichen Unterschiede zwischen den einzelnen Arten, sodass die an der einen gewonnenen Resultate meistens auch für die andern Geltung haben. Alle Arten finden sich in Tümpeln und Bächen der Umgebung Basels und pflanzen sich in Aquarien bei gewöhnlicher Zimmertemperatur fort. Es wurden die allgemein üblichen Fixierungs- und Färbungsmethoden angewandt.

Junge Embryonen wurden in den Eiern fixiert, nachdem diese aus der Laichhülle herausgenommen und durch Rollen auf Filtrierpapier von der anhaftenden Gallerte befreit worden waren. Die Eihülle wurde vor der Konservierung angestochen. Bei älteren Embryonen wurden vor dem Fixieren die Eihülle und auch die Kalkschale vollständig entfernt.

I. TEIL.

BIOLOGISCHE BEOBACHTUNGEN.

a) Allgemeines über die Laichgallerten.

Ablage und Bau der Laiche. — Die Eigelege der Wasserpulmonaten sind die bekannten Laichgallerten, die an die Blattflächen und Stiele von Wasserpflanzen, an Steine oder an die Wände des Aquariums angeklebt werden. Die Eier liegen in der Gallerte eingebettet.

Wir bezeichnen im folgenden als Ei: Die Eizelle mit Eiweiss und Eihülle.

Die goldglänzende Eizelle ist suspendiert im klaren, gelblichen Eiweiss, das von einer zähen, farblos durchsichtigen Hülle umgeben ist. Die Eier von *Lymnaea* und *Physa* sind oval, die *Planorbis*-Eier kugelig. Die Laichpakete der *Lymnaeen* sind länglich, drehrund, farblos durchsichtig, diejenigen von *Physa* ähnlich, aber kleiner; der *Planorbis*-Laich ist eine flache, ovale Gallertscheibe, in der die Eier in einer einzigen Schicht eingebettet liegen, und zwar so dicht nebeneinander, dass sie sich gegenseitig abflachen und polyedrische Gestalt annehmen. Die Laichgallerte von *Planorbis* ist ebenfalls durchsichtig, aber gelblich gefärbt und härter, trockener als die der *Lymnaea*-Arten, die im Innern stets schleimig und zähflüssig bleibt. Die Oberfläche des *Planorbis*-Laiches weist eine Modellierung von konzentrischen Wülsten auf, die wahrscheinlich durch eine in mehreren Schüben erfolgende Ablage entstehen.

Nekrassow (1929) schliesst aus der Form der Laichgallerte, dass sie als flaches Band abgelegt wird, das zuerst rundherum, längs des Aussenrandes der Gallertscheibe gezogen wird und dessen Ende dann das Innere des Ringes völlig ausfüllt. Es ist mir nie gelungen, die Ablage des *Planorbis*-Laiches zu beobachten; aber ich fand mehrmals ganz frisch gelegte Laiche, deren Aussehen eine derartige Ablage unwahrscheinlich erscheinen lässt. Es sind nämlich dicke, weiche, unförmliche Klumpen, in der Mitte höher

als am Rande. Erst nach der Ablage verflacht und verbreitert sich der Laich zur Scheibe, wobei seine Oberfläche zu den konzentrischen Wülsten erstarrt.

Bei der Ablage sind alle Laiche weich und opak; in den ersten Stunden quellen sie unter Wasseraufnahme zur klaren, festen Gallerte auf. Bei *Lymnaea* lässt sich zeigen, dass der Laich bei der Ablage aus einem dickwandigen, zähen, in der Längsrichtung aufgeschlitzten Schlauch besteht, in dem die Eier frei liegen. Die schlitzförmige Öffnung findet sich an der Seite, mit der die Gallerte der Unterlage anhaftet. Sogleich nach der Ablage, beim Aufquellen des Laiches, verschmilzt und verschwindet dieser basale Schlitz.

Zahlreiche Messungen und Wägungen, die im Zusammenhange mit der später zu besprechenden Stoffaufnahme aus dem Milieu durchgeführt wurden, ergaben, dass der Laich bei der Wasseraufnahme wohl an Gewicht, nicht aber an Grösse zunimmt. Man muss daher annehmen, dass die Wandung des Schlauches sich nach innen ausdehnt und die Gallertmasse dabei zwischen die einzelnen Eier eindringt, so dass diese nun jedes für sich wohl eingebettet in der Gallerte drin liegen.

Grösse und Gewicht der Gallerten und Eier. — Die Grösse der von mir gemessenen Laiche betrug:

	Gesamtlaich:			
Art	Länge mm	Breite mm	Dicke mm	Häufigste Grösse mm
Lymnaea stagnalis .	9-40	3- 5	3 -5	20× 4×4
Planorbis	10-26	6-17	1,5-2	17×11×1,5
Physa				9× 3×3

	Einzelei:	Eizelle:
	Grösse mm	Durchmesser mm
Lymnaea stagnalis . .	1,5×1 ×1	0,12
Planorbis	1,5×1,5×1,5	0,15
Physa	1 ×0,5×0,5	0,13

Es lässt sich keine Zu- noch Abnahme des Volumens weder des Gesamtlaiches noch des einzelnen Eies während der Entwicklung feststellen.

Das Gewicht der Laichgallerten betrug bei der Ablage für *Lymnaea stagnalis* von 123 bis 623 mg, am häufigsten zwischen 150 und 250 mg, das Gewicht des einzelnen Eies von 0,85 bis 1,55 mg.

Die Laiche von *Planorbis* wogen von 87 bis 414 mg, am häufigsten zwischen 100 und 200 mg. Die *Planorbis*-Eier konnten nicht isoliert gewogen werden; denn sie lassen sich nicht aus der Gallerte herausschälen, da diese hart ist und die sehr zarten Eihüllen leicht zerreissen.

Nach einer in den ersten Stunden erfolgenden Gewichtszunahme, die auf der schon erwähnten Wasseraufnahme beruht, erfolgt meistens eine langsame, geringe Gewichtsabnahme mit ziemlich unregelmässigen Schwankungen bis zum Ende der Entwicklungszeit. Die anfängliche Gewichtszunahme beträgt bei *Lymnaea stagnalis* bis zu 87,2%, bei *Planorbis* bis zu 36,7%.

Dass dieses Schwererwerden in der Hauptsache auf der Aufnahme von Wasser beruht und nicht, oder nur unwesentlich, auf einer Stoffaufnahme aus dem umgebenden Medium, geht aus dem Verhältnis des Trockengewichtes der ganzen Laiche zu ihrem Frischgewicht hervor. Das Trockengewicht beträgt bei eben abgelegten Laichen bis zu 8% des Frischgewichtes; der Prozentsatz sinkt sogleich nach der Ablage während der Periode des Aufquellens und bleibt dann während der ganzen Dauer der Entwicklung konstant, nämlich ca. 5%. Wir werden auf diese Gewichtsverhältnisse bei der Besprechung der Abhängigkeit der Laiche vom Milieu noch zurückkommen (p. 168).

Anzahl der Eier. — Die von mir beobachteten Laiche von *Lymnaea stagnalis* enthielten im Minimum 27, im Maximum 163 Eier; am häufigsten fanden sich solche mit 60 bis 80 Eiern. Bei *Planorbis* fand ich 9 bis 136 Eier; am häufigsten waren es 40 bis 60.

Ein Paar von *Lymnaea stagnalis* legte im Sommer 1933 im Verlaufe von 29 Tagen 20 Laiche mit zusammen 1557 Eiern, ein einzelnes Exemplar von *Planorbis* in 41 Tagen 17 Laiche mit zusammen 1937 Eiern.

In den meisten Laichen stirbt ein kleiner Prozentsatz von Embryonen auf frühen Entwicklungsstadien ab.

In vielen Laichen finden sich einige Eier ohne Eizelle. Jedes Ei enthält in der Regel einen einzigen Keim, doch findet man auch

Eier mit zwei und mehr Embryonen. Aber die mehrkeimigen Eier entwickeln sich nie sehr weit; selbst bei Zwillingseiern kommt es selten zur vollständigen Entwicklung.

Gegen Ende der Laichperiode findet man oft Gallerten mit sehr wenigen oder gar keinen Eiern, auch etwa solche, in denen die Keime direkt in der Gallerte drin liegen, ohne von einer Eihülle umgeben zu sein.

Die Struktur des Eies. — Bei der Eiablage sind die Reifeteilungen meistens im Gange oder schon vollzogen. Die Richtungskörperchen sind deutlich an der Oberfläche der Eizelle haftend sichtbar. Das Zytoplasma ist stark vakuolisiert, das Netzwerk zwischen den Vakuolen reichlich mit Dotterkörnchen durchsetzt. Auf den mit reinem Osmiumtetroxyd fixierten Präparaten findet man kleine Fettkörner lose angeordnet im ganzen Ei verteilt (Fig. 1).

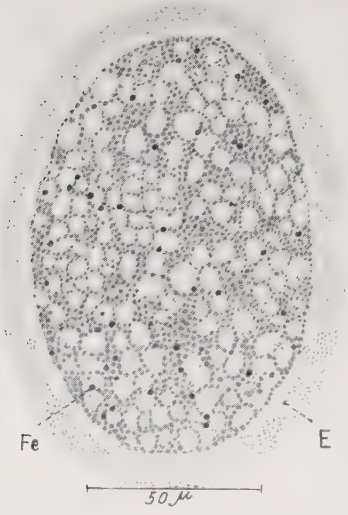

Fig. 1.
Längsschnitt durch die Eizelle eines frisch gelegten Eies von *Planorbis*.

Die Eier von *Planorbis* bieten denselben Anblick wie die von *Physa*, während die *Lymnaea*-Eier viel mehr Fettkörnchen enthalten. Manchmal erscheint der Schnitt infolge ihrer dichten Anhäufung beinahe vollkommen geschwärzt.

Schon im Laufe der ersten 24 Stunden spielen sich neben den Furchungsvorgängen, die zur Morula führen, auch im Innern des Eiplasmas selbst bedeutende Veränderungen ab; denn nach einem Tage erscheint des Plasma körnig, die Vakuolen sind verschwunden, die Fettkörnchen weniger zahlreich, aber grösser, vielleicht zusammengeflossen. Sie sind nicht mehr gleichmässig verteilt, sondern konzentrieren sich im Innern des Eies.

Die Dottermembran. — Die Angaben über das Vorhandensein einer Dottermembran lauten sehr verschieden. Lere-

BOULLET und FOL stellen fest, dass sie nicht existiert, während WOLFSON und WIERZEJSKI ebenso bestimmt aussagen, eine solche Membran gesehen zu haben.

Ich schliesse mich der Ansicht LEREBOULLETS und FOLS an. Wohl täuscht die Berührungsfläche zweier Substanzen mit verschiedenem Brechungsindex, im vorliegenden Falle die Grenze zwischen Zytoplasma und Eiweiss, namentlich bei Betrachtung des ganzen Eies, sehr leicht das Vorhandensein einer Membran vor. Es ist aber auf Schnitten verschiedenster Fixierungen und Färbungen auch bei stärkster Vergrösserung keine Membran zu erkennen, auch nicht an der Austrittstelle der Richtungskörper, wo sie sich entweder über diese hinüberwölben oder von ihnen durchstossen werden müsste. Manchmal erscheint auf Schnitten das Plasma an den Rändern etwas verdichtet, aber nicht zu einer eigentlichen Membran. Wir sehen das an Figur 1, und wenn wir die Schnittserie, der die Figur entnommen ist, ganz durch verfolgen, so bestätigt sich an den letzten, tangential geführten Schnitten das Fehlen einer Membran besonders deutlich.

Dauer der Entwicklung. — Die Hauptlaichperiode dauert von März bis Juli; doch werden bei warmer Witterung bis in den Herbst hinein noch Laiche abgelegt. Entgegen manchen Angaben in der Literatur laichten die Tiere im Winter nie, auch wenn die Aquarien im geheizten Laboratorium standen. KÜNKEL (1908) gibt an, dass bei seinen Versuchstieren die Eiablage ausser in den Monaten März und April das ganze Jahr hindurch erfolgte. Es mag dies vielleicht je nach Gegend und Klima verschieden sein.

Ich muss erwähnen, dass meine Schnecken im Sommer 1933 und 1934 reichlich Eier ablegten, während die Tiere, die ich im Sommer 1935 und 1936 hielt, bei sonst normaler Lebensweise und Nahrungsaufnahme äusserst spärlich laichten. Da die Zuchten stets unter denselben Bedingungen gehalten wurden, ist wohl anzunehmen, dass die in den beiden letzten Jahren besonders lang andauernde Kälteperiode im Frühjahr am Ausbleiben der normalen Legetätigkeit Schuld trug. Es fanden sich nämlich in diesen beiden Sommern auch im Freien auffallend wenig Laiche, überhaupt wenig Wasserschnecken.

Die durchschnittliche Dauer der Embryonalperiode von der Eiablage bis zu dem Zeitpunkte, in dem die Tiere den Laich zu

verlassen beginnen, beträgt im Frühling und Sommer bei *Lymnaea stagnalis* drei, bei *Planorbis* zwei Wochen bei Wassertemperaturen von 14-24° C. Die Dauer der Entwicklung wird von verschiedenen Faktoren beeinflusst und variiert sehr stark je nach Saison, Temperatur, mehr oder weniger häufiger Erneuerung des Wassers etc. Die Variabilität muss auch von innern Faktoren abhängen; denn sogar die Entwicklungsdauer von Embryonen in derselben Gallerte kann sehr verschieden sein. Ich habe eintägige Embryonen geschnitten, bei denen der Blastoporus sich schon geschlossen hatte, während andere desselben Alters sich noch auf den ersten Furchungsstadien befanden.

Das Faktum wird auch in der Literatur mehrfach erwähnt. Sowohl Lereboullet als auch Rabl und Wierzejski geben Entwicklungszeiten an, die zwischen drei und sechs Wochen variieren.

Abhängigkeit der Entwicklung von den Milieufaktoren. — Eine Erhöhung der Wassertemperatur innerhalb der Grenzen der normalen Temperaturspanne beschleunigt die Entwicklung. Werden diese Grenzen jedoch überschritten, so erweist sich der Einfluss der Temperatur als schädigend für die Embryonen. Laiche, die in Wasser von 27-28° C., also bei dauernd höherer als der durchnittlichen Normaltemperatur aufgezogen wurden, entwickelten sich anfänglich viel rascher als normale Zuchten, starben dann aber regelmässig in der zweiten Hälfte der Embryonalperiode ab. Bei noch höheren Temperaturen (35° C.) starben sie schon nach 1 bis 2 Tagen. Umgekehrt wird bei niederen Temperaturen (10-12° C.) die Entwicklung in den Anfangsstadien verzögert; auf späteren Stadien sterben die Keime ab. Sie sind also an gewisse Temperaturgrenzen gebunden, die aber vielleicht, wenn die Schwankungen nicht so unvermittelt auftreten, wie dies bei meinen Versuchen der Fall war, sich ziemlich viel weiter hinausschieben lassen. Man kann dies aus der Tatsache schliessen, dass offenbar auch in der Natur grosse, örtlich bedingte Verschiedenheiten und Anpassungserscheinungen auftreten. Baldwin (1935) gibt für seine Versuchstiere *(Lymnaea stagnalis)* 28° C. als günstigste Temperatur an und erwähnt eine von Ellis (1926) beschriebene nahe verwandte *Lymnaea pereger*, die in Island in einer Quelle von 40° C. lebt.

Die Empfindlichkeit der Laiche gegenüber den Milieufaktoren betrifft nicht nur die Temperatur. Sie ertragen weder eine Steigerung noch eine Verringerung des osmotischen Druckes im umgebenden Wasser. Ein Zusatz von Meersalz zum Wasser (0,5-5%) bewirkte ein Absterben der Embryonen nach 1 bis 2 Tagen. In destilliertem Wasser quollen sowohl ganze Gallerten als auch herausgeschälte Eier in den ersten Stunden stark auf und platzten.

Merkwürdigerweise macht Baldwin (1935) hierzu diametral entgegengesetzte Angaben. Er hielt frisch gesammelte Eier von *Lymnaea stagnalis* mehrmals eine Woche und länger in destilliertem Wasser, ohne den geringsten schädigenden Einfluss zu konstatieren. Wenn er aber seine Beobachtungen über diese Widerstandsfähigkeit der Laiche mit den Resultaten Rajat's in Übereinstimmung bringt, indem et sagt: „Rajat (1917) has found that the development of these eggs is remarkably indifferent to salt concentrations up to 5 per cent. NaCl", so werden hier die Ergebnisse Rajat's sehr ungenau herangezogen; denn dieser hat erwachsene Tiere *(Limnaea limosa)* ganz allmählich an höhere Salzkonzentrationen gewöhnt, indem er mit 0,001 mg NaCl pro Liter begann und die Salzdosis im Verlaufe von drei Monaten auf 5 gr pro Liter steigerte (also 0,5% !). Diese Tiere laichten in ihrem neuen Milieu, die Eier entwickelten sich normal, ebenso die geschlüpften Tiere während drei Monaten. Dies sind natürlich wesentlich andere Bedingungen als die bei der Verbringung normaler Laiche in höhere oder geringere Salzkonzentrationen vorliegenden.

Beruht nun das Absterben der Embryonen bei meinen Versuchen nur auf der Veränderung der osmotischen Verhältnisse, oder hängen die Eier auch von der qualitativen Zusammensetzung des Milieus ab ? d.h. sind sie darauf angewiesen, lebenswichtige Stoffe aus dem Wasser aufzunehmen ?

Unter den Mineralstoffen, die der Embryo zu seinem Aufbau benötigt, steht quantitativ an erster Stelle das Calcium, da die Schneckenschale sich grösstenteils aus phosphorsaurem und kohlensaurem Kalk aufbaut. Diese Salze finden sich in unsern Gewässern ja sehr reichlich. Es handelte sich nun darum, ein Milieu zu finden, das mit dem Wasser unserer Bäche isotonisch ist, aber keinen Kalk enthält. Als solches erwies sich nach verschiedenen Angaben in der Literatur eine Lösung von 0,05% NaCl in destilliertem Wasser. In diesem Medium entwickelten sich denn auch die Laiche

anscheinend normal, die Tiere schlüpften aber nicht aus. Ich befreite sie aus den Eiern; die meisten waren tot, die überlebenden starben nach 1 bis 2 Tagen. Alle diese Tiere hatten häutige, weiche, offenbar kalkarme Schalen. Der Kalk fehlte zwar nicht gänzlich; denn beim Hinzufügen von HCl entwickelte sich CO_2, aber der Kalkgehalt war zu gering, um der Schale die nötige Festigkeit zu geben. Die Tiere waren überhaupt nicht lebensfähig, wohl aus Mangel an verschiedenen, in minimaler Quantität notwendigen, im Wasser vorhandenen Stoffen.

Die Laiche sind also darauf angewiesen, Mineralstoffe aus dem Medium zu beziehen. Diese Feststellung scheint der p. 163 angeführten Tatsache zu widersprechen, dass das Verhältnis des Trockengewichtes zum Frischgewicht — abgesehen von der anfänglichen Wasseraufnahme — während der ganzen Entwicklungszeit konstant bleibt. Man darf aber wohl annehmen, dass die quantitativ geringe Stoffaufnahme gerade genügt, um den aus der Entwicklungsarbeit (Verbrauch des Eiweisses zum Aufbau des Körpers) resultierenden Gewichtsverlust zu kompensieren, so dass eventuelle Differenzen als innerhalb der Fehlergrenze der Wägungen liegend nicht zum Ausdruck kommen.

Funktion der Gallerthülle. — Die Eier bekommen also den nötigen Kalk nicht vom mütterlichen Organismus mitgeliefert. Auch die Gallerte enthält ihn offenbar nicht. Ist sie überhaupt der Spender notwendiger Stoffe für den Embryo oder ein Regulator des Austausches und als solcher unentbehrlich, oder bietet sie den Eiern lediglich mechanischen Schutz? *Lymnaea*-Eier, die man sofort nach der Ablage aus den Gallerten herausgeschält hat, lassen sich gut in frischem Leitungswasser aufziehen; die Tiere schlüpfen normal aus und entwickeln sich weiter. Allerdings geht dabei ein viel höherer Prozentsatz zu Grunde als in normalen Zuchten. Die Gallerte ist also kein lebenswichtiger Bestandteil des Laichs, somit weder ein Spender notwendiger Stoffe noch ein unentbehrlicher Regulator. Sicher bietet sie den Eiern mit ihren sich entwickelnden Embryonen weitgehenden Schutz gegen das Gefressenwerden durch kleine Tiere, gegen das Versinken im Schlamm, auch gegen vorübergehende, kurz dauernde osmotische Veränderungen des Milieus und vor allem gegen die Gefahr des Vertrocknens, die bei der häufigen Lage des Laiches

in der Nähe der Wasseroberfläche oder des Ufers sehr leicht eintreten könnte. Vier Tage alte *Planorbis*-Gallerten wurden während 5 Stunden auf einer trockenen Glasschale gelassen, dann wieder ins Wasser zurückgebracht. Die Embryonen überlebten die vorübergehende Trockenlegung, ohne Schaden zu nehmen. *Lymnaea*-Embryonen blieben in ihren Gallerten, die ich auf trockene Glasschalen brachte, noch 6 Stunden am Leben, während in Eiern, die aus der Gallerte herausgeschält worden waren, unter denselben Bedingungen die Embryonen schon nach 30 Minuten starben.

Ohne Zweifel ist der Schutz gegen Vertrocknung die wichtigste Aufgabe der Gallerthülle. Diese wird dadurch zu einem wertvollen, aber doch nicht unentbehrlichen Bestandteil des Eigeleges.

b) Das Ausschlüpfen.

Das Ausschlüpfen der jungen Schnecken erfolgt nach aktiver, mechanischer Vorbereitungsarbeit des Embryos an der Eihülle. Die Tiere, die schon tagelang im Ei sich wie erwachsene Schnecken bewegen, kriechen meistens der Innenfläche der Eihülle entlang, wobei sie ständig die für das adulte Tier typischen Radulabewegungen ausführen. Durch das ständige Schaben wird natürlich die Eihülle immer dünner und schwächer, sodass sie schliesslich an irgend einer Stelle dem Druck des Tieres nachgibt und platzt. Die zunehmende Nachgiebigkeit der Eihaut zeigt sich deutlich beim Anstechen der Eier vor der Fixierung. Während man nämlich bei ganz jungen Eiern einen recht erheblichen Widerstand der prall gespannten, ziemlich dicken Hülle zu überwinden hat, gelingt das Anstechen der älteren Eier sehr leicht; die dünne Haut erschlafft nach der Verletzung sofort, während das junge Ei seine Form und Festigkeit auch nach dem Anstechen noch beibehält. Der Unterschied in der Konsistenz der Eihüllen zeigt sich übrigens deutlich im Vergleich der leeren Hüllen junger und alter Eier.

Die vollständige Entleerung einer Gallerte dauert bei *Lymnaea* 3 bis 7 Tage, da die Tiere nicht alle zur selben Zeit schlüpfreif sind und ausserdem die jungen Schnecken, die das Ei verlassen haben, oft noch mehrere Tage dichtgedrängt im Innern der Gallerte verbleiben und sich von ihr nähren. *Planorbis* dagegen verlässt die Gallerte rasch. Dies mag darauf beruhen, dass diese harte und trockene Gallerte dem Tiere nicht wie die schleimig-weiche *Lymnaea*-

Hülle als Nahrung dienen kann. Zudem gelangt das aus dem Ei schlüpfende Tier in der scheibenförmigen, flachen Gallerte mit ihren nahe beisammenliegenden Eiern überall direkt ins Freie.

Die leeren Eihüllen bleiben in der Gallerte zurück.

c) Das Verhalten der frischgeschlüpften Tiere.

Das Problem des Verhaltens frischgeschlüpfter Tiere wird bei Formen ohne Brutpflege vielfach vernachlässigt. Man begnügt sich mit der Feststellung, dass das Junge sofort die Lebensweise des adulten Tieres aufnimmt. Und doch ist es von grossem Interesse, zu beobachten, welches die ersten Handlungen des jungen Tieres sind und wodurch sie ausgelöst werden, und ob sie auf Grund von vorgebildeten Instinkten oder von Reflexen als Antwort auf äussere Reize erfolgen.

Bei den Wasserschnecken wird die Beobachtung der ersten Phasen des freien, selbständigen Lebens dadurch besonders interessant, dass die erstmalige Füllung der Atemhöhle mit Luft in dieser Frühzeit erfolgt. Die Süsswasser-Pulmonaten sind bekanntlich neben der unter Wasser erfolgenden Hautatmung fast ausnahmslos Luftatmer; sie steigen von Zeit zu Zeit an die Wasseroberfläche, um den Luftvorrat ihrer Atemhöhle zu erneuern. Bei den die Laiche verlassenden Tieren füllt sich diese natürlich zunächst mit Wasser; aber schon wenige Stunden nach dem Schlüpfen schimmert eine stark lichtbrechende Luftblase deutlich durch die Wand der Atemhöhle und die Schale hindurch. Wann und wie erfolgt die erste Füllung, und wodurch wird diese Handlung ausgelöst ?

Die Beobachtung frischgeschlüpfter Tiere zeigt, dass nach einigen Stunden die meisten sich an der Wand des Gefässes an und über dem Wasserspiegel befinden. Besonders auffallend zeigt sich dies bei *Lymnaea*. Viele der Tierchen kriechen zu weit über die Wasseroberfläche hinauf, finden den Rückweg nicht mehr und gehen zugrunde.

Ich möchte hier erwähnen, dass auch die erwachsenen Tiere von *Lymnaea palustris* vielfach die Tendenz zeigen, an den Aquarienwänden über den Wasserspiegel hinaufzukriechen. Ich fand sehr oft mehrere Exemplare tot auf dem Tische neben dem Aquarium liegend, wenn dieses nicht zugedeckt war.

Walter (1906) erwähnt diese Beobachtung ebenfalls an *Lymnaea palustris*, sagt aber nicht, ob die Tiere dabei zugrunde gingen. Er spricht von einer „apparently suicidal course", vermutet aber, dass bei vorübergehender Austrockung des Wohngewässers die Tiere,

die diese Gewohnheit auszuüben pflegen, die Trockenperiode leichter überleben als die andern. Er beobachtete das Verlassen des Wassers sowohl im Freien wie in den Aquarien, in den letzteren merkwürdigerweise vorwiegend nachdem frisches Wasser eingefüllt worden war.

An der Wasseroberfläche nun füllen die jungen Schnecken ihre Atemhöhle erstmals mit Luft. Durch eine ruckartige Bewegung fangen sie sich gleichsam eine Luftblase ein, die von jetzt an in der Atemhöhle durch die Schale hindurch deutlich sichtbar ist. Ich habe Tiere am Luftholen verhindert, indem ich sie in einem mit Gaze zugebundenen Glase ausschlüpfen liess, das in einem Gefässe vollständig unter Wasser stand. Die meisten der ausgeschlüpften Tiere fanden sich an der Innenfläche der Gaze hängend, also nach oben strebend. Sie hatten nie Luft in der Atemhöhle (wenn man dafür sorgte, dass an der Gaze sich keine Luftblasen ansetzten), während die Kontrolltiere im äussern Gefäss grösstenteils Luftblasen aufwiesen. Die am Aufsteigen verhinderten Tiere leben ungefähr einen Monat; dann gehen sie zugrunde. Man darf wohl annehmen, dass in dieser ersten Zeit die Hautatmung dem Tiere genügt, während später, wenn infolge des Wachstums die Körpermasse im Verhältnis zur Hautoberfläche grösser wird, die Perspiration nicht mehr ausreicht und das Tier erstickt.

Es wurden einige Versuche angestellt, um zu ermitteln, ob Lichtreaktionen an diesem auffälligen Aufwärtswandern beteiligt sind. Es wurden je 20 eben geschlüpfte Tiere ohne Luftblasen in zwei Gefässe gebracht, an denen beim einen die untere, beim andern die obere Hälfte mit schwarzem Papier verdunkelt worden war *(Lymnaea stagnalis)*. Später fanden sich die Tiere folgendermassen verteilt:

Nach 1 Stunde:	6 / 14	6 / 14
Nach 6 Stunden:	12 / 8	10 / 10
Nach 22 Stunden:	11 / 9	12 / 8

Nach 22 Stunden hatten von den Tieren in der obern Hälfte der Gefässe alle bis auf zwei Luft in der Atemhöhle; von denen in der untern Gefässhälfte hatten ungefähr ein Drittel ihren Luftvorrat. Diese Tiere mussten also bereits an der Wasseroberfläche gewesen sein. Keinesfalls scheint aber die Verteilung von Licht und Dunkelheit sie in ihrer Bewegungsrichtung beeinflusst zu haben.

Um die Einwirkung des Lichts von der der äussern Luft zu trennen, und um es so einfallen zu lassen, dass die Tiere, falls sie sich vom Licht beeinflussen lassen, im Wasser zurückgehalten würden, wurde in einem mit schwarzem Papier allseitig verdunkelten Gefässe nur an einer Breitwand in der Mitte ein Fenster ausgespart und durch eine Lichtquelle direkt beleuchtet; der Versuch wurde in der Dunkelkammer ausgeführt. Ein schlüpfbereiter Laich von *Lymnaea stagnalis* wurde am Boden dieses Versuchsgefässes eingesetzt. Das Ausschlüpfen begann in der Nacht. Es fanden sich am darauffolgenden Morgen:

14 Tiere an den Seiten- und Rückwänden,
keines an der Fensterwand,
sämtliche über dem Wasserspiegel.

Am Nachmittag:

15 Tiere an den Seiten- und Rückwänden,
3 an der Fensterwand (es waren inzwischen noch einige ausgeschlüpft),
sämtliche über dem Wasserspiegel, somit keines am Fenster im Bereiche der Lichtquelle.

Weitere Versuche ergaben ähnliche Resultate. Ein phototaktisches Verhalten ist demnach nicht wahrzunehmen.

Wir können feststellen: Die erste Handlung des jungen Tieres ist das Füllen der Atemhöhle mit Luft. Es wird dabei nicht durch planlose Suchbewegungen zufällig zur Berührung mit der äussern Luft geführt, sondern sucht durch eine deutlich nach oben gerichtete Wanderung die Luft auf.

Nicht feststellbar ist durch diese Versuche, ob dabei das Tier — und es gilt dies auch für die adulte Schnecke — von einem in ihm selbst wirkenden Trieb geleitet oder von Aussenreizen beeinflusst wird.

Während der Fertigstellung meines Manuskriptes erhielt ich Kenntnis von der Arbeit PRECHTS (1936). Die von PRECHT untersuchten Arten (*Australorbis lugubris* Spix., *Coretus corneus*; letztere Art, nach der neueren Nomenklatur wieder *Planorbis corneus* genannt, wäre demnach identisch mit den von mir beobachteten Planorbiden) bleiben während der ersten Lebenstage am Boden des Gefässes, atmen nur durch die Haut und steigen erst, wenn sie eine gewisse Grösse erreicht haben (ca. 3 mm Schalenlänge) an die Oberfläche, um ihre Atemhöhle mit Luft zu füllen. Die erste Luftfüllung erfolgt am 27.-43. Tage; schon einige Tage vorher zeigen die Tiere die Tendenz, sich in der obern Gefässhälfte aufzuhalten. Die Unterschiede im Verhalten der Tiere gegenüber meinen Beobachtungen sind mir unerklärlich.

Ausser von der Grösse der Tiere hängt nach PRECHT das Luftbedürfnis vom Sauerstoffgehalt des Wassers ab, ferner von der Temperatur und vom Lichte; in der Helligkeit steigen die Tiere öfters zum Luftholen auf als im Dunkeln.

PRECHT bezeichnet das Luftschöpfen als eine reflektorische Handlung. Die Perzeption der Luft durch das Tier, die durch die Kopfpartie, vielleicht auch die Fussohle erfolgt, löst nach ihm die Reflexkette des Luftaufnehmens aus. Durch den Füllungsdruck, eventuell auch durch die Änderung des spezifischen Gewichtes wird dann der Reflex ausgelöscht.

Hierzu ist zu sagen, dass die Perzeption der Luft, die ja erst im Kontakte mit ihr oder doch in grosser Nähe des Wasserspiegels erfolgen kann, wohl den Reflex des Luftschöpfens auslösen, nicht aber das Aufsteigen der Schnecken aus, namentlich im Freien, verhältnismässig grosser Tiefe bewirken kann. Dieses wird auch von PRECHT nicht erklärt, sondern nur beschrieben, wenn er die Tiere als bei Sauerstoffmangel negativ geotaktisch bezeichnet.

Dieselbe Formulierung gebrauchen auch WALTER (1906) sowie DAWSON (1911), der bei *Physa* eine Empfindlichkeit der Tentakel und der Siphogegend gegenüber Luft, ebenso eine positive Reaktion dieser Körperstellen auf O_2 und eine negative auf CO_2 feststellt. Dass die Perzeption der Gase keinen Einfluss auf das Aufsteigen der Tiere zur Wasseroberfläche hat, geht daraus hervor, dass sie, wenn der Raum über dem Wasser statt mit Luft mit CO_2 erfüllt ist, in der gleichen Weise den Wasserspiegel aufsuchen und sich erst nach Fühlungnahme mit dem Gase wieder ins Wasser zurückziehen.

In den ersten Tagen bestimmt also sicher der Lufthunger das Verhalten des jungen Tieres. Die Futterpflanzen werden in dieser Zeit nur selten und anscheinend zufällig angegangen. Nach einigen Tagen beginnt dann der Nahrungstrieb sich geltend zu machen. Nach 1 bis 2 Wochen verlassen die Tiere die Gegend des Wasserspiegels; wir finden sie jetzt an den Wasserpflanzen oder an den Wänden des Glases kriechend, wo sie Algen weiden. Diese Umstellung des Verhaltens fällt, wie wir sehen werden, auf den Zeitpunkt, in dem der Inhalt des Eiweiss-Sackes aufgebraucht ist und das Tier infolgedessen auf die Beschaffung von Nahrung angewiesen ist.

II. TEIL.

ENTWICKLUNG UND STRUKTUR DES VERDAUUNGSKANALS.

a) Die Ontogenese der einzelnen Darmabschnitte.

1. Der Blastoporus.

Die Frühentwicklung ist von Holmes (1900) und Wierzejski (1905) so eingehend beobachtet und beschrieben worden, dass ich deren Aussagen nichts beizufügen habe. Sie führt zu einem typischen Gastrulastadium, an dem sehr bald ein Teil der Entodermzellen sich morphologisch zu differenzieren beginnt, wie wir später sehen werden (Fig. 3).

Die Frage nach der Beziehung zwischen dem Blastoporus und dem definitiven Munde wird in der Literatur sehr widersprechend beantwortet. Fol (1879/80) lässt die Frage unentschieden, Rabl (1875) stellt den Zuzammenhang des Gastrulamundes mit der bleibenden Mundöffnung entschieden in Abrede, während er (1879) annimmt, der definitive Mund gehe aus dem letzten Reste der Einstülpungsöffnung hervor, ohne dass diese sich je völlig schlösse. Wolfson (1880) konstatiert den Verschluss des Blastoporus, Wierzejski (1905) stellt ihn in Abrede.

Nach meinen Beobachtungen muss bereits auf frühen Stadien ein zeitweiliger Verschluss der ersten Einstülpungsöffnung stattfinden. Es dringt nämlich durch den Urmund Eiweiss in den Urdarm ein, das auf Schnitten, die Urdarmhöhle ausfüllend, deutlich zu sehen ist. Man findet nun auf manchen Schnittserien, bei *Lymnaea* wie bei *Physa*, keinen Porus, also keinerlei Verbindung zwischen dem zentralen, mit Eiweiss gefüllten Hohlraum und dem umgebenden Eiweiss. Der Urmund, durch den das Eiweiss eingedrungen ist, muss sich also geschlossen haben. Figur 5 ist ein Schnitt aus einer solchen Serie, bei der an Stelle der deutlich offenen Verbindung, wie wir sie bei jüngeren Stadien sehen, eine kompakte Partie von kleinen Entodermzellen den mit Eiweiss gefüllten

Hohlraum im Innern des jungen Embryos vollständig abschliesst. In der Schnittserie, der Figur 4 entnommen ist und die einen etwas älteren Embryo darstellt, ist die Verbindung zwischen dem Stomodäum und der Gastralhöhle noch nicht durchgebrochen; ihre Entstehung scheint sich eben auzudeuten, und doch ist das zentrale Lumen ganz mit Eiweiss angefüllt. Bei *Planorbis* gelang es mir leider nicht, lückenlose Serien zu bekommen, da die Embryonen auf diesem Stadium ein sehr schwieriges Schnittmaterial bilden.

Die Frage des Urmundverschlusses ist heute, wo über die Entstehung des Vorderdarms an der Stelle des Blastoporus bei den Mollusken kein Zweifel mehr herrscht, keine prinzipiell wichtige mehr. Aber es sei festgestellt, dass die Schnittbilder keine andere Deutung als die eines zeitweiligen Verschlusses zulassen.

2. Die Anlage des Vorder-, Mittel- und Enddarms.

An der Gastrula bildet sich nach dem vorübergehenden Blastoporusschluss der erste Abschnitt des Verdauungskanals, das Stomodäum, als eine ektodermale Einstülpung oder vielmehr Einwucherung, ein kurzes, weites Rohr, das zur zentralen Darmhöhle und nach dem Durchbruch der Wandung in sie hinein führt (Fig. 3, 4). Gleichzeitig beginnt sich ein Teil der Entodermzellen, die diese mit Eiweiss gefüllte Darmhöhle begrenzen, zu differenzieren und an Grösse zuzunehmen, während die übrigen ihre ursprüngliche Gestalt beibehalten und sich durch rasche Teilung an Zahl stark vermehren. Dieser kleinzellige Teil bildet einen annähernd äquatorialen Gürtel, der, am Stomodäum ansetzend, die kugelförmige Darmhöhle umfasst und sich nach hinten unten in einem kompakten Strang bis zum Ektoderm fortsetzt. In diesem Strang entsteht sehr bald ein feines Lumen; er ist die Anlage des Enddarmes, der aber zunächst noch beidseitig blind geschlossen bleibt. Der kleinzellige Gürtel wird später breiter, umwächst die zentrale Höhle und wird zum Magen. Er ist auf der rechten Seite bedeutend breiter als auf der linken. Wir beziehen uns hierbei auf die spätere biologische Orientierung des Tieres, also Mund vorn, die Partie zwischen Mund und Enddarm als späterer Fuss unten, und zwar handelt es sich hier um einen Embryo von *Lymnaea*, also eines rechtsgewundenen Tieres. Die Verhältnisse werden ja sehr bald durch die beginnende Torsion verändert, indem die ganze Magen-

anlage sich um ihre Längsachse dreht. Die bilaterale Symmetrie ist schon jetzt gestört, der Enddarm liegt nicht in der Medianebene, sondern etwas nach links verschoben, die Schalendrüse nach rechts. Der rechte, breitere Teil des kleinzelligen Gürtels liegt auch nicht genau seitlich, sondern etwas nach oben gerückt, der linke, schmale Streifen ein wenig tiefer als die Äquatorialebene. Die beiden Kalotten der Gastralhöhle, die der kleinzellige Teil freilässt, sind von den übrigen Entodermzellen begrenzt, die sich bereits differenziert und ihre besondere Funktion auszuüben begonnen haben. Sie nehmen das Eiweiss, das durch den Blastoporus und weiterhin durch das Stomodäum in die Darmhöhle gelangt, in sich auf und werden dadurch zu auffallender Grösse gedehnt. Wir werden weiter unten sehen, in welcher Beziehung diese Eiweisszellen, wie Rabl sie benannt hat, zur späteren Mitteldarmdrüse stehen.

Einstweilen bilden diese Zellen als zwei Anhäufungen grosser, stark lichtbrechender Blasen die obere und untere Begrenzung der Darmhöhle, oder jetzt besser Magenhöhle. Von diesen beiden Stellen aus breiten sie sich nach allen Seiten aus. Wir haben nicht nur zwei traubenförmige Zellhaufen vor uns, wie sie z.B. Lankester, Fol und Wolfson beschreiben, sondern die grossen Entodermzellen breiten sich rings um die ganze Magenanlage als eine dicke Hülle aus, die nur vorn und hinten durchbrochen wird, und zwar vorn durch die ektodermale Buccalmasse und hinten durch die entodermale, kleinzellige Darmanlage und die ektodermale Schalendrüse, die sich nicht ganz median, neben und etwas oberhalb des Enddarms einstülpt und bis an den kleinzelligen Gürtelstreifen vorstösst. Der Zusammenhang, die Einheit der Eiweisszellenmasse, des Eiweiss-Sackes, bleibt während der ganzen Dauer seines Bestehens erhalten. Es ist daher nicht richtig, wenn immer von den Eiweiss-Säcken gesprochen wird (Lankester, Rabl, Fol: poches nourricières). Bei allen drei Arten der Wasserpulmonaten haben wir eine einzige, zusammenhängende Masse, den Eiweiss-Sack. Erst viel später, bei der Entstehung der Mitteldarmdrüse wird diese Masse von zwei getrennten Drüsenlappen umwachsen und dadurch aufgeteilt.

Die Vermehrung der Eiweisszellen hört frühzeitig auf; doch wachsen die einzelnen Zellen durch fortgesetzte Eiweissaufnahme zu mächtigen Blasen an, die am lebenden Embryo schon mit schwacher Vergrösserung als glänzende, durchsichtige Kugeln zu sehen sind und die Hauptmasse des jungen Keimes bilden. Die

Zellen liegen dichtgedrängt beisammen, platten sich gegenseitig ab, stossen auch etwa mit Zwickeln zwischen die Nachbarzellen vor. Das Plasma ist mitsamt dem Kern an den äussersten Rand des Zellraumes gedrängt worden, der vom aufgenommenen Eiweiss vollständig angefüllt ist. Die Zellen, die am lebenden Tiere wie ein Schaum von Seifenblasen aussehen, lassen sich auf dem histologischen Bilde am ehesten mit dem Typus der safterfüllten Pflanzenzelle oder der blasigen Chordazellen vergleichen. Den ganzen Eiweiss-Sack umgibt eine Hüllmembran von flachen Bindegewebszellen.

Bei eingehendem Studium von hunderten von Schnittbildern zeigten sich in diesen Zellen nie Mitosen. Das Gesamtbild ergab — ohne genaue Zählung — eine gleichbleibende Anzahl von Zellen, sodass also der Eiweiss-Sack inmitten der wachsenden Gewebe des jungen Embryos als ein Organ erscheint, das seine Entwicklung bereits vollendet hat. Diese Annahme wird durch sein späteres Schicksal bestätigt.

Sehr bald nach der Bildung des Stomodäums stülpt sich an dessen unterer Wandung eine weite Bucht aus, die rasch wächst und zu einem dickwandigen, voluminösen Blindsack wird. Es ist die Anlage der Radulatasche.

Das ganze, aus Vorderdarm-, Magen- und Enddarmanlage und Eiweiss-Sack bestehende Gebilde ist umhüllt vom Ektoderm, das aber dem Entoderm nicht überall dicht anliegt, sondern in der hintern, oberen Partie zwischen Vorderdarm und Schalendrüse als dünnwandige Blase einen Hohlraum über dem Entoderm umspannt. Es ist dies die Kopfblase, eine Erweiterung der Leibeshöhle, die aber bei den Wasserpulmonaten nicht den Umfang und die Bedeutung annimmt, die ihr bei den Landpulmonaten zukommt.

Das Zentrum des Keimes bildet die mit Eiweiss angefüllte Magenhöhle, die von dem kleinzelligen Gürtel umspannt und etwas eingeschnürt wird, während die von den Eiweisszellen gebildeten Teile der Wandung nachgiebiger sind und sich etwas ausbuchten, sodass die Eiweissmasse, welche die Gastralhöhle anfüllt, die Form einer im Äquator eingeschnürten Kugel annimmt.

Es ist nicht ganz leicht, diese schon recht komplizierten Verhältnisse anschaulich zu beschreiben. Es ist daher in Figur 2 der Versuch gemacht worden, sie plastisch wiederzugeben. Das Bild zeigt einen ein bis zwei Tage alten Embryo von *Lymnaea* in

etwas schematisierter Darstellung. Figur 3 ist ein sagittaler Längsschnitt durch einen Keim von *Physa*, der auch dem in Figur 2 dargestellten Stadium entspricht. Die Anordnung und die Grössenverhältnisse der klein- und grosszelligen Entodermpartien kommen darin deutlich zum Ausdruck.

Die hier beschriebene Disposition der Darmanlage steht z.T. im Widerspruch mit manchen Angaben in der Literatur. Nach

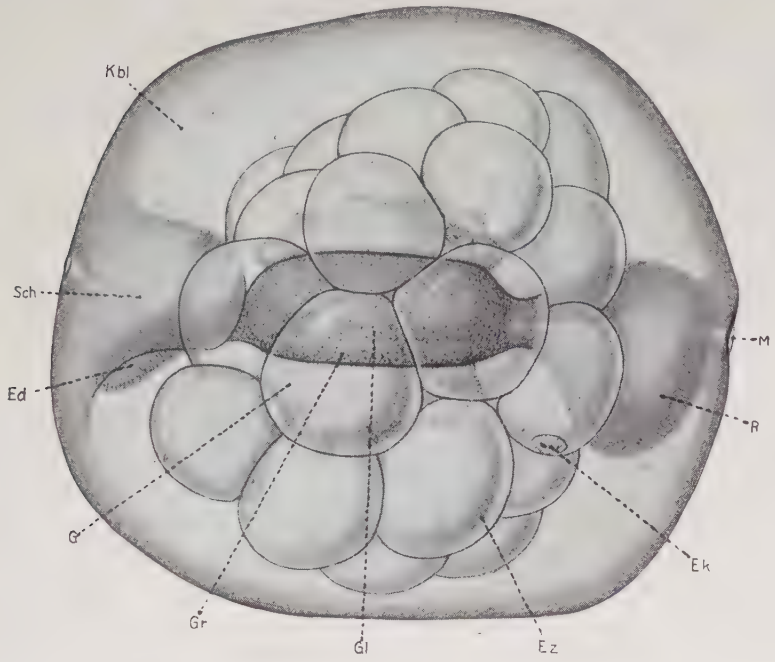

Fig. 2.
1-2 Tage alter Embryo von *Lymnaea palustris*, schematisiert. Nat. Grösse: 0,2 mm.

Wolfson wächst die Magen- und Darmanlage als solider Strang von vorn nach hinten durch die Eiweisszellen hindurch; später bildet sich in ihm durch Auseinanderweichen seiner Zellen ein Lumen. Nach Fol entsteht der Magen aus einem kleinen ventralen und einem weitern, hinten gelegenen kleinzelligen Teil, nach Wierzejski aus einer hinteren kleinzelligen Darmplatte, die ventral und dorsal nach vorn dem Ösophag entgegenwächst, diesen aber längere Zeit nicht erreicht.

Wierzejski beschreibt die Verhältnisse so, wie sie auch Rabl dargestellt hat. Meine Schnittbilder stimmen mit den Zeichnungen der beiden Autoren überein, aber die nach ganzen Schnittserien hergestellten Rekonstruktionen lassen die Verhältnisse etwas anders erscheinen, als sie von ihnen beschrieben werden. Die Einheit des Eiweiss-Sackes, die vollständige Umwachsung der Gastralhöhle durch den kleinzelligen Gürtel, die sich immer durch die

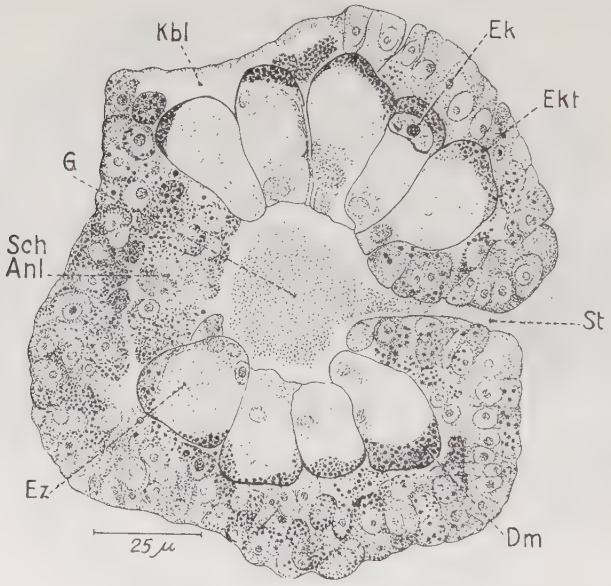

Fig. 3.
Schnitt durch einen ca. 1 Tag alten Embryo von *Physa*.

Rekonstruktion ganzer Schnittserien ergibt, sowie die annähernd äquatoriale Lage dieses Gürtels im Gegensatz zu den dorsalen und ventralen Streifen der Autoren, sind die abweichenden Beobachtungen. Die Verschiedenheit in der Lage der einzelnen Partien mag zum Teil daher rühren, dass ein anderer Zeitpunkt der Darstellung gewählt wurde; denn später verschiebt sich der kleinzellige Gürtel, die beiden seitlichen Streifen rücken etwas nach oben und unten, zugleich wachsen sie in die Breite, sodass die von den Eiweisszellen begrenzten Kalotten, die späteren Einmündungsstellen des Eiweiss-Sacks in den Magen, immer kleiner werden.

Das aus der Eikapsel in die Magenhöhle aufgenommene Eiweiss findet sich im Innern derselben als homogene Masse, die auf Schnitten sowohl in bezug auf ihren Gerinnungszustand wie auf ihre Färbbarkeit denselben Anblick bietet wie das den Embryo umgebende Eiweiss. An der die Eiweisszellen berührenden Peripherie der die Magenhöhle füllenden Eiweissmasse jedoch findet man sehr oft einen Kranz von Vakuolen, die sich anders färben als der übrige Mageninhalt. Dieselben Vakuolen sieht man in den Eiweisszellen und zwar in den die Gastralhöhle begrenzenden Partien.

Über die Art der Aufnahme des Eiweisses in die Eiweisszellen wissen wir nichts Genaues. Wolfson vermutet, sie erfolge „vermittels Zellausläufer", was ich aber nicht bestätigen kann, da ich keine solchen fand. Wohl drängen sich die proximalen Partien der Eiweisszellen gegen das Magenlumen vor, sie entsenden aber keine Ausläufer, sondern sind im Gegenteil flach gegen die Magenhöhle abgegrenzt oder wölben sich rundlich in sie vor.

Man darf wohl annehmen, dass die Aufnahme des Eiweisses durch die Grenzschicht des Protoplasmas hindurch erfolgt, wenn wir auch über die Art des Vorganges nichts Genaues aussagen können. Möglicherweise steht die Vakuolenbildung an der Peripherie der Gastralhöhle mit der Aufnahme in Verbindung in der Art, dass ein von der Zelle ausgeschiedenes Sekret eine Veränderung des Eiweisses bewirkt, die sich in der Vakuolenbildung äussert. Nach dem Übertritt in die Zellen sammelt sich das Eiweiss zuerst in kleinen Vakuolen am Rande des Zellraumes, die dann mit dem Zellinhalt verschmelzen. Oft ist es sehr schwer zu entscheiden, ob die Vakuolen sich im Magenlumen oder in den Zellen befinden. (Fig. 4, 5.)

Wolfson schreibt, dass durch das in die Zellen aufgenommene Eiweiss die Zellkerne an die der Gastralhöhle zugewandte, innere Peripherie der Eiweisszellen gedrängt werden. Dasselbe behaupten Fol und Rabl; dieser bringt die Lage der Kerne sogar mit der Eiweissresorption in Verbindung, indem er aus dieser Anordnung der Kerne schliesst, die Aufnahme des Eiweisses geschehe immer und ausnahmslos in der Nähe der Kerne, was darauf hindeute, dass die Kerne bei der Resorption eine wichtige und wahrscheinlich sogar die wichtigste Rolle spielen.

Ich kann diese Feststellung nicht bestätigen. Wie aus Figur 4, einem unter vielen ähnlichen ausgewählten Schnittbild, hervorgeht,

liegen die Kerne bald auf dieser, bald auf jener Seite der Zellen, auf etwas späteren Stadien sogar meistens in den Zwickeln der vom Gastrallumen abgekehrten Flächen. Rabl (1879) tadelt Bobretzky, der die Kerne „bald in der Nähe der Darmhöhle, bald von ihr abgekehrt" zeichnet. Auf Grund meiner zahlreichen Schnittbilder muss ich Bobretzky, der sich auch hier wieder als überlegener, sachlicher Beobachter erweist, recht geben und diese Anordnung der Kerne bestätigen.

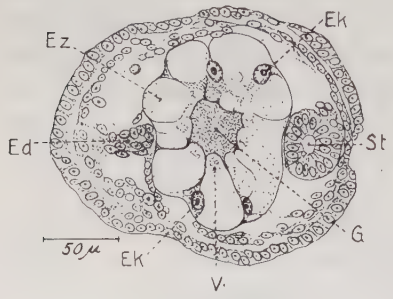

Fig. 4.
Längsschnitt durch einen 2 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.

Dass der Kern bei der Eiweissaufnahme eine Rolle spielt, ist natürlich nicht ausgeschlossen; doch lässt das histologische Bild der Kerne auf unsern Schnitten keine Schlüsse auf ihre Beteiligung an dieser Tätigkeit der Zelle zu.

Es bleibt noch zu erwähnen, dass man auf den mit Osmiumtetroxyd - Gemischen fixierten Präparaten oft in der vom Magenlumen abgewandten peripheren Kuppe der Eiweisszellen und auch in den Ektodermzellen eine Ansammlung schwarzgefärbter Körnchen findet. (Fig. 3, 5.) Da man auf entsprechend fixierten Präparaten dieselben Gebilde als Zellinhalt der frühen Entodermzellen, ja schon der ersten Blastomeren findet, kann man schliessen,

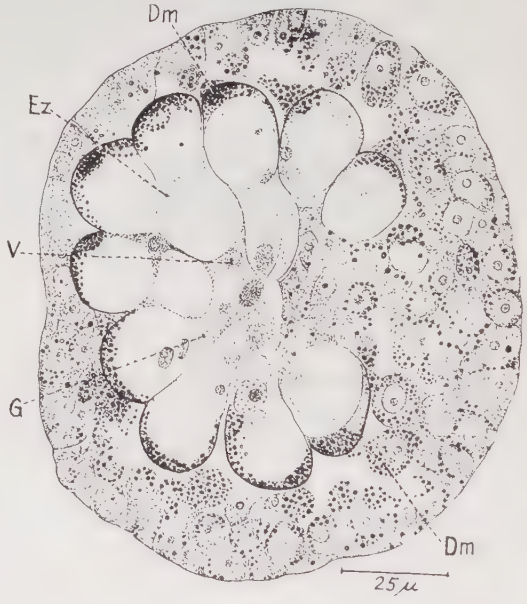

Fig. 5.
Schnitt durch einen 1 Tag alten Embryo von *Physa*.

dass es Bestandteile des ursprünglichen Dottermaterials sind, dessen Überreste hier von dem aufgenommenen Eiweiss gleichsam vor sich her geschoben werden. Auch Rabl erwähnt dieses Faktum.

Das durch das Stomodäum in die Magenhöhle aufgenommene Eiweiss drängt die von den Eiweisszellen gebildeten Teile der Magenwandung zurück und buchtet sie aus, sodass wir jetzt einen eigentlichen Sack vor uns haben, dessen Wandung von einer bald einfachen, bald mehrfachen Schicht von Eiweisszellen gebildet und dessen Lumen vom aufgenommenen Eiweiss erfüllt wird.

Es ist selbstverständlich, dass durch die fortgesetzte Aufnahme von Eiweiss der Vorrat im Ei allmählich abnimmt und der dadurch freiwerdende Raum durch den an Volumen zunehmenden Embryo ausgefüllt wird. Das Eiweiss erleidet aber ausser der quantitativen auch eine qualitative Veränderung; es wird allmählich verflüssigt. In den ersten Tagen ist es von dichter Konsistenz und weist eine etwa dem Olivenöl vergleichbare Gelbfärbung auf. Die Eizelle ist in ihm unbeweglich suspendiert und sinkt nicht hinab, auch wenn sie infolge der Lage der Laichkapsel in der obern Kuppe der Eizelle liegt. Auch wenn am dritten Tage die Embryonen zu rotieren beginnen, bleiben sie zunächst noch an Ort und Stelle und fangen erst später an, sich frei nach allen Richtungen durch das nun flüssigere Eiweiss zu bewegen. Gegen Ende der Embryonalperiode wird das Eiweiss viel heller, beinahe farblos; es färbt sich auch auf Schnitten viel weniger intensiv als am Anfang. Ferner zeigt sich die Veränderung der Konsistenz auch darin, dass beim Anstechen junger Eier unter Wasser das Eiweiss sich nur langsam und unter deutlicher Schlierenbildung mit dem umgebenden Wasser vermischt, während auf späteren Stadien solche Schlieren fehlen.

Gegen Ende der Embryonalzeit beginnt der Abbau des Eiweiss-Sackes. Die Zellmembranen zerfallen, und die Kerne fangen an, zu atrophieren (Fig. 7, 8, 9, 10, 11). In diesem Zustand werden wir den Eiweiss-Sack bei der Besprechung der Entstehung der Mitteldarmdrüse wieder finden und sein Schicksal dort weiter verfolgen.

Wenden wir uns nun zurück zur Entwicklung der übrigen Teile des Verdauungskanals, so finden wir beim zweitägigen Embryo, der in Figur 2 dargestellt ist, den Vorderdarm, also Mund, Radulatasche und Ösophag, bereits angelegt, wie schon besprochen

wurde. Der Ösophag entsteht durch Wachstum der an der Verbindungsstelle von Stomodäum und kleinzelligem Entodermteil gelegenen Partien. Diese Teile des Vorderdarms entwickeln sich weiter und sind beim Ausschlüpfen des jungen Tieres fertig ausgebildet.

Die Speicheldrüsen, die beim adulten Tiere dem Ösophag aufliegen und ihre Ausführungsgänge unter dem Ganglienring hindurch nach vorn in den Schlundkopf hinein senden, erscheinen

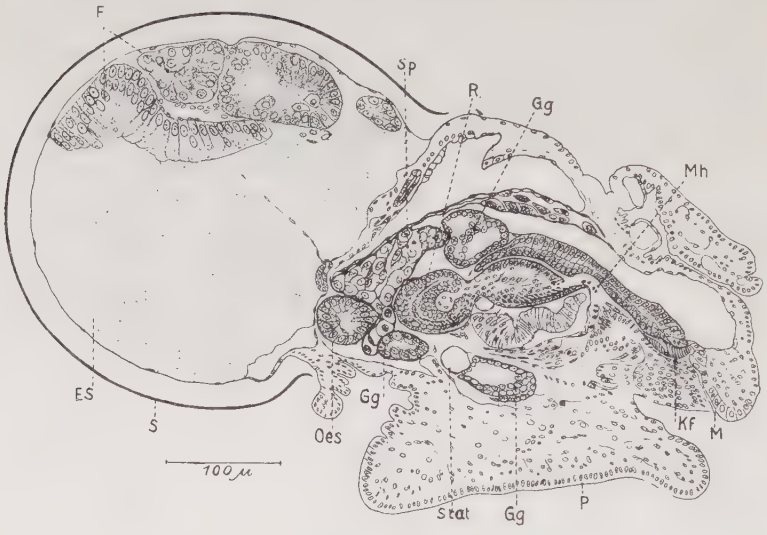

Fig. 6.

Längsschnitt durch einen 10 Tage alten Embryo von *Planorbis*. Die Schale, die beim Fixieren weich wird und schrumpft, ist auf allen Schnitten in ihrer ursprünglichen Form ergänzt.

etwas später. Die diesbezüglichen Angaben in der Literatur lauten alle sehr unbestimmt. Bei Korschelt und Heider (1890): „ziemlich spät". Nach Wierzejski (1905) „fällt die Anlage der Speicheldrüsen in eine sehr späte Periode nach Ausbildung der Schneckengestalt".

Ich fand die Speicheldrüsen erstmals bei zehntägigen Embryonen deutlich angelegt (Fig. 6).

Der kleinzellige Teil der Mitteldarmanlage wächst um die Gastralhöhle herum und wird zum Magen. Dieser ist zuerst ein einfacher Sack. Vorn mündet in ihn der Ösophag, hinten geht

der Darm ab, seitlich bleiben zwei Öffnungen, die in den Eiweiss-Sack münden. Später unterteilt sich der Magen durch Einschnürung seiner Wandungen; beim erwachsenen Tiere besteht er aus drei hintereinanderliegenden, kommunizierenden Säcken mit sehr dicken, muskulösen Wandungen. Die Mündungen der Mitteldarmdrüse liegen im hintersten Teil, von dem auch der Darm abgeht. Dieser ist stark in die Länge gewachsen; vom Magenausgang wendet er sich zuerst nach vorn, biegt dann um und führt der Magenwandung entlang nach hinten, dann in einem weiten Bogen, an der Peripherie der Mitteldarmdrüse in diese eingebettet, nach vorn und in der Mantelwandung bis zum Mantelrande, wo der After liegt. Dies ist der Verlauf des Darms bei einem wenige Tage alten Tiere das erst zwei Schalenwindungen aufweist.

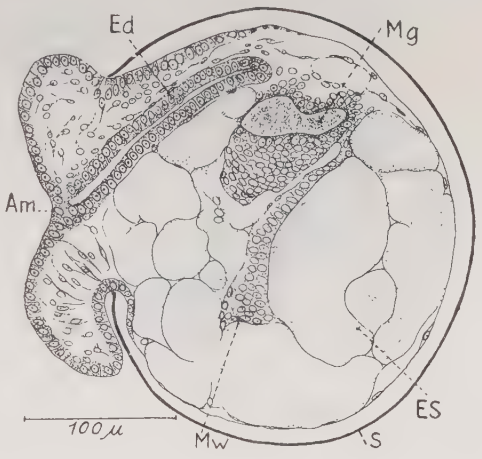

Fig. 7.
Schnitt durch einen 7 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.

Der After bricht erst nach dem zweiten Drittel der Embryonalzeit durch. Figur 7 stellt einen Schnitt durch einen siebentägigen Embryo von *Lymnaea palustris* dar, bei dem der Enddarm bis zum Ektoderm vorstösst, aber noch nicht durchgebrochen ist. In Figur 8, einem entsprechenden Schnitt durch einen sieben bis achttägigen Embryo derselben Art, ist der Durchbruch bereits erfolgt.

Wolfson und Rabl wissen den Zeitpunkt des Afterdurchbruchs nicht anzugeben; auch Fol gibt keine genaueren Daten, während Wierzejski dieses wichtige Phänomen auf die postembryonale Periode verlegt. Rabl beschreibt einen Afterhöcker, der schon lange vor dem Durchbruch an der Stelle, wo dieser erfolgt, auffällt. Fol spricht ebenfalls von einer stark hervortretenden Proeminenz, und Wierzejski beschreibt bei *Physa fontinalis* zwei Analzellen an der Ausmündungsstelle des Enddarms. Von allen diesen Gebilden

habe ich nichts feststellen können. Wie die Schnittbilder zeigen, erfolgt der Durchbruch durch einfaches Auseinanderweichen der Hautepithelzellen.

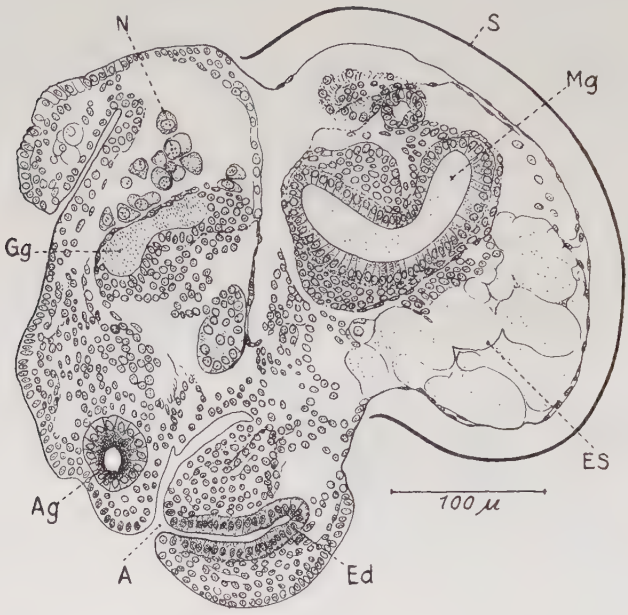

Fig. 8.
Schnitt durch einen 7-8 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.

3. Die Entstehung der Mitteldarmdrüse.

Beim älteren Embryo umhüllt der Eiweiss-Sack, die Magenhöhle auf zwei Seiten abschliessend, die ganze Gastralpartie und füllt, durch das aufgenommene Eiweiss prall aufgetrieben, den hinteren Schalenraum vollständig aus. Beim jungen Tiere findet sich im Raum, den beim Embryo der Eiweiss-Sack einnahm, die Mitteldarmdrüse, die sogenannte „Leber". Es ist daher verständlich, dass zwischen diesen beiden Organen immer ein Zusammenhang angenommen worden ist und dass die Entstehung der „Leber", die, beim jungen Embryo überhaupt nicht vorhanden, beim erwachsenen Tiere als grösstes, auffälliges Organ den Eingeweidesack und mit ihm die hintern Schalenwindungen zum grössten Teile ausfüllt, auf den Eiweiss-Sack zurückgeführt wurde. Es ist dies umso

naheliegender, als der Eiweiss-Sack gerade in der Zeit, in der die Mitteldarmdrüse entsteht, verschwindet.

Lereboullet nimmt denn auch an, dass aus den „vésicules vitellines", den Eiweisszellen, durch allmähliche Umwandlung die Leberzellen hervorgehen. Rabl (1875) gibt eine etwas unklare Darstellung, wie die Leber durch Vermehrung von Zellen „der beiden innern sekundären Keimblätter" entsteht. Diese Vermehrung erfolgt auf Kosten der Nahrungsdotterzellen, wie der Autor die Eiweisszellen damals noch nennt. Später (1879) vermutet Rabl, dass die grossen Eiweisszellen sich in immer kleinere Elemente teilen, dass diese sich zu Lappen vereinigen, eine gelblichbraune Farbe annehmen und schliesslich zur Leber werden. Er fügt allerdings bei, die Richtigkeit dieser Behauptung müsste erst mit Hilfe von Schnitten nachgewiesen werden.

Auch Fol nimmt an, dass Plasma und Kern der Eiweisszellen nach Zerfall der Zellmembran sich durch Teilung vermehren und dem Wiederaufbau des Organs in neuer Form dienen. Dieser Aufbau erfolgt nach ihm mit ausserordentlicher Schnelligkeit in den ersten Stunden nach dem Ausschlüpfen, sodass, nach Überwindung eines chaotischen Zustandes des Zerfalls, sozusagen plötzlich die fertige Drüse mit ihren in Lappen angeordneten Schläuchen in Funktion tritt.

Wierzejski stellt mit Bestimmtheit fest, dass die Eiweisszellen sich in die Leberzellen verwandeln. Doch findet er ausserdem „an ihren Basen recht kleine Zellen, die von der kleinzelligen Partie der Mitteldarmwand herrühren, die sich unter die Eiweisszellen schiebt und wahrscheinlich auch die Leberkanäle austapeziert".

Eine ganz andere Ansicht vertritt Wolfson, nach dem die Leber kurz vor dem Auschlüpfen des jungen Tieres in Form zweier kleiner Blindsäcke erscheint, die dicht am Pylorus von der Darmwand ausgestülpt werden. Auch nach Lankester (1874) entsteht die Leber aus Divertikeln des Darmkanals und nicht, wie Wolfson irrtümlich zitiert, aus der mesodermalen Bindegewebshülle.

Die Verschiedenheit der vorgebrachten Ansichten lässt es verständlich erscheinen, wenn Korschelt und Heider in ihrer „Vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere" (1890) sagen: „Es ist nicht möglich, die verschiedenen Angaben über die Bildungsweise der Leber auf ihre Richtigkeit zu kontrol-

lieren. Sie sind so different und lassen sich bei unserer jetzigen Kenntnis dieser Verhältnisse so schwer auf einander zurückführen, dass man annehmen darf, es werden sich bei genauerer Untersuchung noch vielfach Modifikationen derselben ergeben. Man darf dies umso eher erwarten, als es sich offenbar um schwierig zu erkennende Vorgänge handelt".

Ich habe der Herkunft des Mitteldarmdrüsengewebes besondere Aufmerksamkeit geschenkt, da mir dieser Punkt im Hinblick auf die in der Einleitung erwähnte Einreihung der verschiedenen Organe zu den embryonalen oder definitiven besonders wichtig

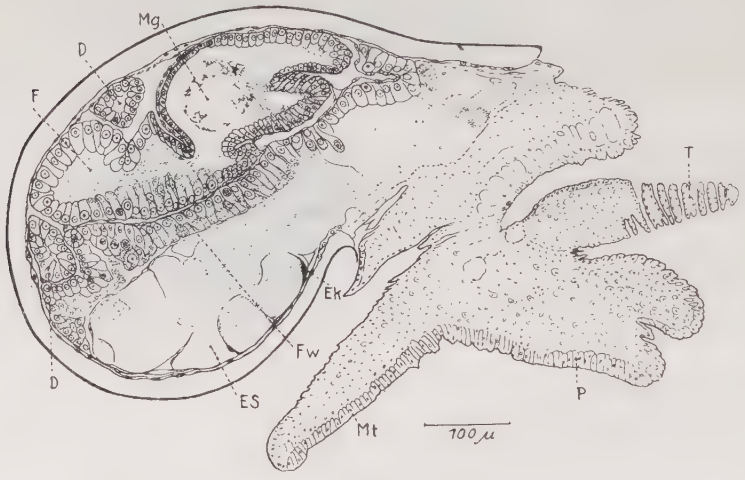

Fig. 9.
Schnitt durch ein 2 Tage altes Tier *(Planorbis)*.

erschien. Das Problem muss den Beobachter zur Erforschung reizen, denn tatsächlich entsteht um den Zeitpunkt des Ausschlüpfens herum das neue Organ so rasch, dass sozusagen über Nacht an Stelle des Eiweiss-Sacks die typisch strukturierte Drüse liegt, deren Follikel in ihrem Lumen noch die zerfallenden Massen des Eiweiss-Sacks mit ihren teilweise erhaltenen Zellen und Kernen enthalten. (Fig. 9.)

Die Untersuchung wird dadurch erschwert, dass gerade auf diesem Stadium des Zerfalls der Eiweiss-Sack ein denkbar ungünstiges Objekt für mikroskopische Schnitte bildet. Das Eiweiss gerinnt bei der Fixierung, wird sehr spröde und springt beim

Schneiden, sodass sehr oft auf den Schnitten der ganze Eingeweidesack ein chaotisches Bild bietet. Zum Glück ist dies doch nicht immer der Fall, denn die Schnittmethode ist der einzige Weg, der uns Einblick in die Verhältnisse geben kann.

Auf wohlgelungenen Schnittserien zeigt sich denn auch ein Vor-

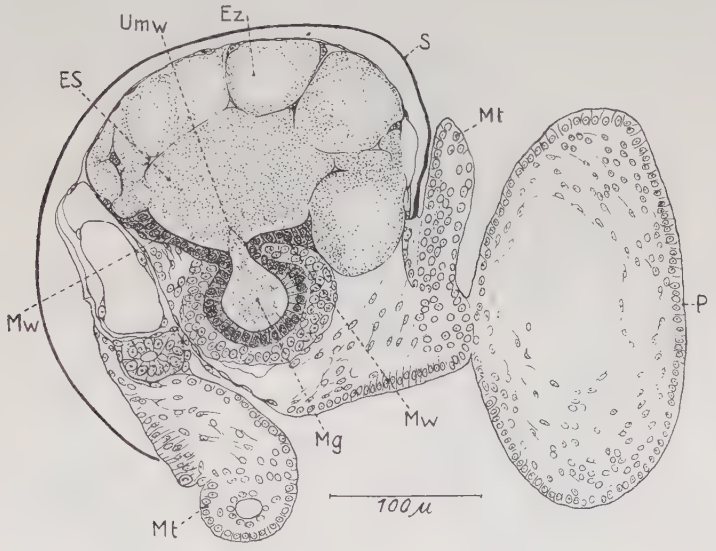

Fig. 10.
Schnitt durch einen 7 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.

gang, der uns die Genese dieses wichtigen Organs in ganz neu zu deutender Weise vor Augen führt und uns zeigt, dass die Entstehung der Drüse aus dem Eiweiss-Sack eine kombinatorische Vermutung ist, die der Wirklichkeit nicht entspricht. Auf Schnittserien von 7-10tägigen Embryonen, bei denen der Zerfall der Eiweisszellen schon deutlich eingesetzt hat (Fig. 10, 11), sehen wir, dass die Magenwandung vom Rande der durch den Eiweiss-Sack begrenzten Lücken aus umbiegt und, allseitig weit ausladend, den Eiweiss-Sack zu umwachsen beginnt. Sie wächst durch das Eiweiss hindurch (Fig. 10) und greift sozusagen um den Eiweiss-Sack herum, indem sie ihm zuerst als kleine Kalotte aufliegt und ihn dann nach allen Seiten umfasst. (Fig. 11.)

Die Umwachsung geht von den beiden Stellen der Magenwand aus, an denen die Eiweisszellen die Gastralhöhle begrenzen. Doch

ist auf einer Seite infolge rascheren Wachstums des kleinzelligen Teiles der Wandung die von den Eiweisszellen abgeschlossene Lücke enger geworden und dementsprechend ist die hier entstehende Kalotte kleiner und bewältigt einen geringeren Teil des Eiweiss-Sacks. Diese Disposition gibt sich auch später noch in der adulten

Fig. 11.
Schnitt durch einen 10 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.

Drüse zu erkennen, in der sich deutlich zwei Hauptsäcke, ein grösserer und ein sehr viel kleinerer, unterscheiden lassen.

Die Magenwandung besteht auf diesem Stadium bereits aus zwei deutlich voneinander abgegrenzten Zell-Lagen, einem hohen Zylinderepithel und einer dieses umkleidenden, schon recht beträchtlichen kleinzelligen Schicht, der späteren Muskelwand. (Fig. 8, 10, 11.) Von diesen zwei Schichten ist nur die innere Lage

an der Umwachsung des Eiweiss-Sacks beteiligt. Sie biegt, um den Rand der Muskelschicht herumgreifend, nach aussen um und zieht sich, weit ausladend, zum Rande des Eiweiss-Sacks hin, den sie, weiterwachsend, schliesslich ganz umfasst. Das Umbiegen der Epithelschicht zeigt sich deutlich auf den Fig. 10 und 11. Auffallend zahlreiche Mitosen in diesem Gewebe beweisen dessen rasches Wachstum.

Dieses Magenepithel beginnt nun, schon bevor die Umwachsung des Eiweiss-Sacks vollendet ist, sich zum Drüsengewebe zu diffe-

Fig. 12.

Schnitt durch ein frisch geschlüpftes Tier *(Planorbis)*. Der mit L. bezeichnete Lappen ist in Figur 19 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

renzieren und, indem es weiterwächst, sich lappig einzubuchten und sackartige Ausstülpungen zu bilden (Fig. 12). Es wird zum Epithel der Mitteldarmdrüse, deren Entstehung wir jetzt erkannt und verfolgt haben. Nach vollzogener Umwachsung des Eiweiss-Sacks haben wir die fertige, in zahlreiche Lappen und Schläuche unterteilte Drüse vor uns. In ihren Lumina liegen die Reste des Eiweiss-Sacks.

Der Vorgang der Umwachsung beginnt ungefähr um die Mitte der Embryonalzeit und ist wenige Tage nach dem Ausschlüpfen beendigt. Beginn und Ende liegen, wie alle Abschnitte dieser Embryogenese, zeitlich sehr labil. Wir finden sowohl Embryonen mit beinahe fertig ausgewachsener Mitteldarmdrüse als auch mehrere Tage alte, freilebende Tiere, bei denen das Drüsengewebe sich noch nicht ganz über dem Eiweiss geschlossen hat.

Zur selben Zeit wie die Umwachsung des Eiweiss-Sacks beginnt auch der Zerfall seiner Zellen. Die Zellgrenzen verschwinden, und die Kerne atrophieren. Die Drüsenfollikel umschliessen nur mehr

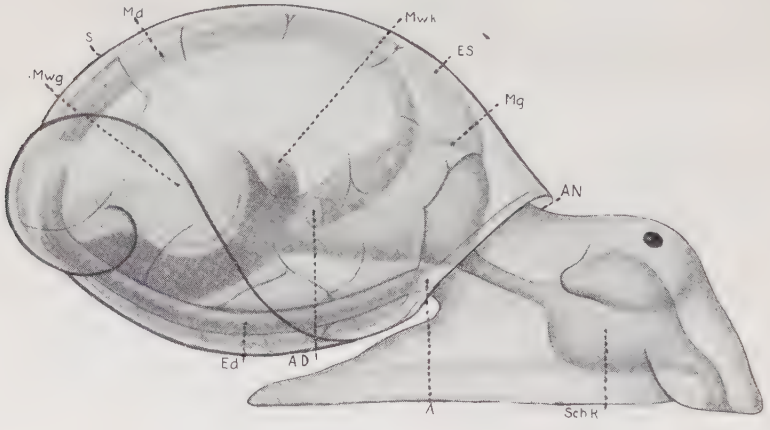

Fig. 13.
Schlüpfbereiter Embryo von *Lymnaea*, schematisiert.
Nat. Grösse: Schalenlänge ca. 1 mm.

eine amorphe Masse von Eiweiss, in der noch einzelne zerfallende Kerne zu sehen sind und an deren Peripherie die Konturen der früheren Zellen sich in den Umrissen der Eiweiss-Schollen noch erraten lassen (Fig. 9, 11).

In Figur 13 wurde versucht, die Umwachsung des Eiweiss-Sacks durch das Mitteldarmdrüsen-Gewebe plastisch darzustellen. Das Bild stellt einen schematisierten, schlüpfreifen *Lymnaea*-Embryo dar, bei dem die Drüsenwandung schon durch den Eiweiss-Sack hindurchgewachsen ist und ihn zu umgreifen beginnt. Die kleinere Kalotte ist weniger weit vorgedrungen; sie ist auf der Figur von der konvexen Seite aus sichtbar. Im Eiweiss sind noch die Kon-

turen der zerfallenen Zellen zu sehen. Dieses Schema entspricht ungefähr dem in Figur 11 dargestellten Stadium.

Interessant ist, dass Fol in seiner Pulmonatenarbeit (1879/80) zwei Zeichnungen gibt, die ganz genau meinen Figuren 10 und 11 entsprechen (Fig. 10*a*, 11*a*). Das Auswachsen der Magenwandungen durch und um den Eiweiss-Sack, sogar das Umbiegen des Epithels ist klar und deutlich auf den etwas schematisierten Zeichnungen dargestellt. Der Autor hat richtig gesehen und gezeichnet, hat aber seine Beobachtungen nicht zu deuten gewusst und hat, befangen in der Annahme der Entstehung der Mitteldarmdrüse aus den Eiweisszellen, das Auswachsen der Magenwand nicht weiter verfolgt und ihre Differenzierung zum Drüsengewebe nicht gesehen.

Fig. 10*a*.
Die der Figur 10 entsprechende Zeichnung aus: H. Fol: *Sur le développement des Gastéropodes pulmonés* (Textfigur 4, p. 152).

Fig. 11*a*.
Die der Figur 11 entsprechende Zeichnung aus: H. Fol: *Sur le développement des Gastéropodes pulmonés* (Textfigur 5, p. 153).

Über die Herkunft des Bindegewebes, das die Mitteldarmdrüse als dünne Hüllmembran umgibt, kann ich keine genaue Auskunft geben; doch scheint es mit der Epithelschicht aus der Magenwandung auszuwachsen, da das auswachsende Epithelstück immer schon von einer bindegewebigen Membran begleitet ist.

Der Eiweiss-Sack ist somit ein typisches Embryonalorgan, das

seine Aufgabe, die Aufnahme und Speicherung des Eiweisses, während einer begrenzten Zeit der Ontogenese erfüllt und dann abgebaut wird. Ob man den Eiweiss-Sack als Embryonal- oder Larvenorgan bezeichnen will, ist eine Frage der Definition dieser Stadien. Er ist jedenfalls eine cænogenetische Bildung von transitorischem Charakter, und ich möchte, da er nicht immer über das Embryonalleben hinaus dauert und dieses Weiterbestehen auf der Variabilität des Zeitpunktes des Ausschlüpfens zu beruhen scheint, eher die Bezeichnung Embryonalorgan vorschlagen. Das Organ ist ja auch am Ende der Embryonalzeit nicht mehr in aktiver Funktion, sondern in vollem Zerfall.

Der cænogenetische Charakter dieses Organs zeigt sich deutlich in einem sehr hübschen Experiment, das Fol an *Helix* vorgenommen hat. Er fütterte frisch ausgeschlüpfte Tiere ausschliesslich mit Eiweiss und konnte feststellen, dass der Eiweiss-Sack so lange erhalten blieb, als er den Tieren nur diese Nahrung zuführte. Der Zerfall des Organs und sein Ersatz durch das Mitteldarmdrüsen-Gewebe konnte so beliebig hinausgeschoben werden und trat erst mit der Aufnahme vegetabilischer Nahrung ein.

Beim Ausschlüpfen des jungen Tieres ist normalerweise das in der Eikapsel enthaltene Eiweiss aufgebraucht, d.h. aufgenommen, und die Tätigkeit der Eiweisszellen wird hinfällig. Es beginnt nun die Funktion der inzwischen gebildeten Mitteldarmdrüse, der als erster zu verdauender Nahrungsbrei der gesamte Inhalt des Eiweiss-Sacks mit seinen zerfallenden Zellen zufällt.

Wir erinnern uns, dass die jungen Tiere erst nach den ersten Lebenstagen auf Nahrungssuche gehen und verstehen jetzt, dass das Erwachen des Nahrungstriebs mit dem Zeitpunkt des Verschwindens des Eiweiss-Sacks bezw. seines Inhaltes zusammenfällt.

Eiweiss-Sack und Mitteldarmdrüse sind also zwei vollständig getrennte Organe, und zwar ist die Drüse im Gegensatz zum larvalen Eiweiss-Sack ein Organ des erwachsenen Tieres.

Wir finden somit bei den Wasserpulmonaten bereits auf sehr frühen Entwicklungsphasen eine Differenzierung des embryonalen Mitteldarms in zwei wohlgesonderte Teile, eine kleinzellige Partie, aus der der bleibende Mitteldarm des Tieres mit seinen Anhängen hervorgeht und einen grosszelligen Teil, der ein transitorisches

Organ und zwar ein embryonales Nährorgan, ein Aufnahmeorgan für die dem Keim mitgegebenen Nährstoffe darstellt.

Diese Sonderung der Bildungspotenzen des Entoderms in Baumaterial des definitiven Mitteldarms und transitorisches Nährorgan, die auch bei andern Gastropoden, z.B. gewissen Prosobranchiern, verwirklicht ist (PORTMANN 1932), entspricht in ihrer Bedeutung der bei ganz anderen Gruppen vollzogenen Differenzierung des Entoderms in Bildungsanteil und Dotterentoderm. Bei den dotterreichen Embryonen, z. B. der Cephalopoden, der Selachier und Teleostier, der Crustaceen, also Formen aus verschiedenen Tiergruppen, finden wir einen Entodermteil, der zum bleibenden Mitteldarm wird, neben einem sich frühzeitig differenzierenden Teil, der ein Dotterorgan, das Aufnahmeorgan der embryonalen Nährstoffe bildet. In diesem Zusammenhang ist die von RABL (1879) getadelte Deutung BOBRETZKYS, der die Eiweisszellen der Gastropoden mit den Dotterpyramiden des Flusskrebses vergleicht, durchaus zu rechtfertigen; denn trotz der qualitativen Verschiedenheit des aufgenommenen Nährmaterials handelt es sich prinzipiell um denselben Vorgang, nämlich um die Verwertung der dem Ei mitgegebenen Nährstoffe durch ein zu diesem Zwecke umgestaltetes Zellmaterial entodermaler Herkunft.

Dass diese Sonderung im Falle der Pulmonaten wie der Prosobranchier sich im Entoderm eines typisch holoblastischen Keimes vollzieht, zeigt, dass eine solche Differenzierung des Entoderms in zwei Materialgruppen von transitorischem und definitivem Charakter sich auch bei nicht meroblastischen Keimen ausbilden kann. Der hier dargestellte Fall der Gastropoden bietet so die Möglichkeit, theoretisch die erste Entstehung der Sonderung in Dotterentoderm und Bildungsmaterial des Darms, wie wir sie bei Meroblastiern finden, schon auf einer einfacheren evolutiven Stufe der Ontogenese anzunehmen. So bietet vielleicht das weitere genaue Studium der Ontogenese der Pulmonaten und Prosobranchier einen kleinen Beitrag zur Lösung der noch immer umstrittenen Frage, wie der Entwicklungstypus der Cephalopoden aus dem holoblastischer Vorfahren entstanden sein könnte — und damit zur Lösung des allgemeinen Problems der Entstehung von meroblastischen aus holoblastischen Keimen.

b) Die histologische Differenzierung der definitiven Mitteldarmdrüse.

1. Die Struktur der adulten Drüse.

Um die Einzelheiten der Bildung des definitiven Drüsengewebes, die im vorhergehenden Abschnitt in grossen Zügen dargestellt worden ist, kennen zu lernen, ist es notwendig, zuerst die Struktur der fertigen Drüse zu betrachten.

Die bisher vorliegenden Beschreibungen der Verdauungsdrüsen bei Gastropoden beziehen sich grösstenteils auf die Landpulmonaten und einige marine Prosobranchier. Die meisten Untersuchungen wurden an *Helix* als der bei uns häufigsten und grössten Form vorgenommen. Die gemeinsame Eigenschaft der Herbivorität (die Wasserpulmonaten sind gelegentlich Allesfresser, nähren sich aber in der Hauptsache von Pflanzen) verleitete dazu, *Helix* als Typus des Pulmonaten zu betrachten und die an ihr beobachteten Verhältnisse auch auf die Wasserschnecken zu übertragen.

Der Vergleich zeigt jedoch, dass die Zellelemente der Mitteldarmdrüse von *Helix* nicht genau denen bei *Lymnaea* und *Planorbis* entsprechen. Die Verfolgung der embryonalen Entwicklung dieses Organs wurde daher durch das Fehlen der genauen Kenntnis der Histologie der adulten Drüse unerwartet erschwert; denn es war nötig, zuerst die Struktur der fertigen Mitteldarmdrüse zu untersuchen. Es handelt sich hierbei nicht um eine vollständige Analyse des Organs und seiner Funktion, sondern lediglich um eine klassifizierende Beschreibung der auf dem histologischen Bilde gefundenen Zelltypen, mit denen dann die bei der Entstehung der Drüse sich differenzierenden Zellen verglichen werden sollen.

Es seien zunächst die in der Literatur vorliegenden Beschreibungen kurz zusammengefasst:

Barfurth (1883) beschreibt bei *Helix* drei Arten von Zellen. Seine Befunde werden von Biedermann und Moritz (1899) im Wesentlichen bestätigt.

1. Fermentzellen (von Biedermann und Moritz Sekretzellen genannt), die im Plasma eine Vakuole mit gelben bis braunen Sekretkugeln enthalten. Biedermann und Moritz unterscheiden daneben noch längliche, schlauchförmige „junge Sekretzellen“ mit

vielen kleinen, gelben Tröpfchen in wabenartigen Hohlräumen des Plasmas.

2. Als zweite Kategorie beschreibt BARFURTH die „Leberzellen", die in einer Anzahl sehr kleiner Bläschen „das eigentliche Sekret der Leberzellen" in Form von gelben, krümeligen Körnchen enthalten. BIEDERMANN und MORITZ nennen diese Zellen Resorptionszellen und betrachten die in ihnen enthaltenen Einschlüsse teils als Reservestoffe, teils als Tropfen des von den Sekretzellen sezernierten und von den Resorptionszellen rückresorbierten Sekretes, teils auch als Abbauprodukte, die mit diesen Zellen ins Lumen abgestossen werden.

3. Die dritte Zellkategorie dieser Autoren sind die Kalkzellen, die den Wasserpulmonaten fehlen sollen.

BIEDERMANN und MORITZ beschreiben noch eine ihnen ganz rätselhaft gebliebene Art von Zellen mit grossen, farblosen, stark lichtbrechenden Inhaltskörpern, die bisweilen eine Art von Schichtung um einen dichteren Kern erkennen lassen.

KRIJGSMAN (1929 — Diese Arbeit erweitert und bestätigt im Wesentlichen diejenige von 1925.) findet bei *Helix* im Mitteldarmdrüsenepithel nur zwei Arten von Zellen, die Kalkzellen und die Fermentzellen. Beides sind Drüsenzellen; sie sezernieren ihre Produkte periodisch in den Darm, die Kalkzellen ihre Trikalziumphosphatkörner, die Fermentzellen ihre Fermente. Diese werden mitsamt dem kolbenförmigen Endteil der Zelle ins Follikel-Lumen abgestossen.

Ausser den Fermentkörnern findet KRIJGSMAN noch eine zweite Art von Granula, die auch ausgestossen werden, über deren Natur und Funktion er aber nichts aussagen kann.

Phagozytose konnte KRIJGSMAN niemals feststellen; er hat darüber sehr eingehende Versuche vorgenommen. Ebensowenig konnte er eine physiologisch erfolgende resorptive Tätigkeit der Zellen beobachten, wohl aber deren Fähigkeit, experimentell zugeführte Stoffe aufzunehmen.

An marinen Formen *(Aplysia depilans* und *Limacina)* unterscheidet ENRIQUEZ (1902) Fermentzellen, die als Kalkzellen beschriebene Kategorie, die er für Speicherorgane hält, und resorbierende Leberzellen. Er hält aber die in diesen sich findenden Einschlüsse nicht für Sekrete, sondern für Ulva-Chloroplasten, die

in die membranlosen Zellen eindringen und intrazellulär verdaut werden. Er hat pflanzliche Zellen auch in den Mitteldarmdrüsenzellen von *Lymnaea stagnalis* beobachtet.

Mit dieser Auffassung von intrazellulärer Verdauung nähert sich Enriquez sehr stark der von Peczenik (1925) auf Grund von Fütterungsversuchen an *Lymnaea* gewonnenen Ansicht. Peczenik hält alle bis jetzt von Biedermann und anderen Autoren als „Sekretballen, fettähnliche Tropfen" etc. beschriebenen Zelleinschlüsse für phagozytierte Nahrungsballen auf verschiedenen Stadien der Vedauung. Er verwirft daher auch die Einteilung in sezernierende und resorbierende Zellen. Nach ihm können alle Zellen nur resorbierende sein.

Alle diese Angaben zeigen, dass sich eine embryologische Untersuchung nicht auf eine gültige Deutung der adulten Zellelemente stützen kann. Da es aber nicht die Aufgabe dieser Arbeit ist, die Verdauungsfunktion bei Wasserpulmonaten zu untersuchen, muss ich mich darauf beschränken, die Beschreibung des histologischen Bildes des Drüsengewebes zu geben, soweit diese die Voraussetzung für das Studium der Differenzierungsprozesse im embryonalen Organ ist.

Die Mitteldarmdrüse der Wasserpulmonaten zeigt folgendes Bild:

Sie besteht aus einer grossen Anzahl traubenartig um je einen Hauptgang angeordneter Schläuche, die meist mehrfach verzweigt und ausgebuchtet sind und direkt oder indirekt in das Hauptlumen des Sackes münden. Die Drüse besteht aus zwei derartigen Säcken, einem grossen und einem sehr viel kleineren. Das ganze Organ ist umgeben von einer bindegewebigen Hülle, die als einschichtige Membran die Follikel umgibt und die zwischen ihnen liegenden Hohlräume als weitmaschiges Netzwerk ausfüllt. In diesem sowohl wie in der Hüllmembran finden sich sehr oft Einlagerungen von schwarzen Körnchen, die entweder reihenweise angeordnet oder zu Klumpen zusammengeballt liegen (Fig. 18). Das Bindegewebe der Mitteldarmdrüse wird bei Gastropoden (aber nicht speziell bei den Wasserpulmonaten) vielfach als Speicherorgan für Glykogen und Fett (Barfurth, Biedermann und Moritz), auch als Exkretionsorgan und Speicherniere (Cuénot, 1892) bezeichnet. Die Folgerungen, die sich aus Befunden an verschiedenartigen Präparaten ergaben, zeigten jedoch, dass diese Körnchen keine derartigen Einlagerungen sein können. Die tiefschwarz gefärbten Körner

finden sich nämlich nicht nur auf osmiumfixierten und auf mit Hämatoxylin gefärbten Schnitten, sondern auch auf solchen, die mit Bouin-Duboscq-Gemisch fixiert und mit Hämalaun gefärbt worden waren (Fig. 18). Es kann sich also hier nur um Pigmenteinlagerungen handeln. Doch habe ich an Präparaten, die mit reinem Osmiumtetroxyd fixiert worden waren, auch Fettkörnchen im Bindegewebe nachweisen können.

Die Wand der Schläuche besteht aus einer Schicht hoher, dichtgedrängter Epithelzellen. Sie sind schlauchförmig, die meisten schmal, von ungleicher Länge. Einige reichen nicht bis ins Lumen, andere ragen einzeln oder zu Büscheln vereinigt weit ins Lumen hinein. Im Schnittbilde liegen sie nicht genau parallel, sondern über schneiden sich gegenseitig, so dass oft von einer Zelle die Basis und das apikale Ende zu sehen sind, während das dazwischen liegende Stück von andern, sich quer darüber legenden Zellen verdeckt wird.

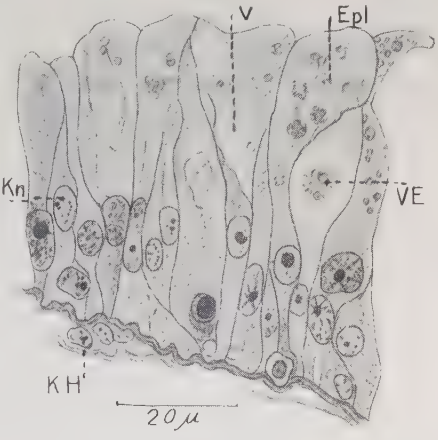

Fig. 14.
Schnitt durch die Wandung eines Follikels der Mitteldarmdrüse von *Planorbis* (adult). Normalkernige Zellen.

Im Schnittbilde fallen uns auf den ersten Blick zwei Typen von Zellen auf, die einen mit Kernen von normaler Grösse, die andern mit ungewöhnlich grossen Kernen. Während der Durchmesser der „normalen" Kerne durchschnittlich 3-6 μ beträgt, finden wir unter den grossen Kernen solche, die bis zu 14 μ im Durchmesser aufweisen (s. auch p. 204). Die beiden Zellarten durchmischen sich regellos; wir finden sie bald vereinzelt, bald grössere oder kleinere Gruppen desselben Typus beisammen. Manchmal bestehen ganze Follikel vorwiegend aus der einen oder andern Art.

Die normalkernigen Zellen (Fig. 14) sind schmal, langgestreckt, nach der Spitze zu keulenförmig verdickt. Die Ausführungsgänge der Follikel sind vorwiegend mit diesen Zellen ausgekleidet. Der Kern liegt basal, er ist rundlich oder oval, die Kernstruktur er-

scheint granulös. Zwischen den Körnchen des locker strukturierten Zellplasmas liegen in manchen Zellen viele kleine oder einzelne grössere Vakuolen. Die meisten dieser Vakuolen enthalten schollige, mehr oder weniger zusammengeballte Einschlüsse. Die auf den Schnitten leer erscheinenden Vakuolen waren im Leben wohl mit einer Flüssigkeit erfüllt, die auf den Schnitten nicht erhalten ist; die Einschlüsse waren dann in der Flüssigkeit suspendiert, entstehen vielleicht als Niederschläge derselben. In manchen Zellen liegen die Einschlüsse nicht in deutlich sichtbaren Vakuolen, sondern als feine Körnchen direkt im Plasma drin.

Die grosskernigen Zellen (Fig. 15) sind ebenfalls länglich, aber meistens im apikalen Teile rundlich aufgetrieben, im Ganzen

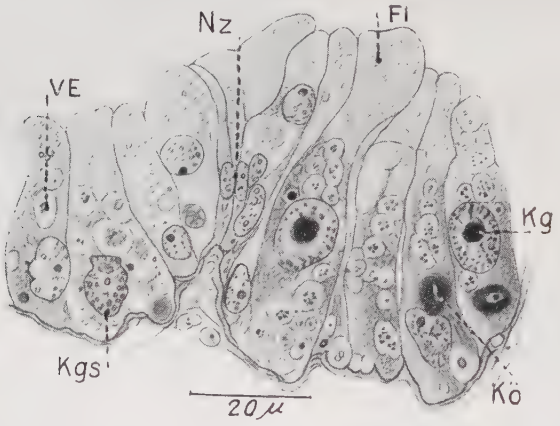

Fig. 15.

Schnitt durch die Wandung eines Follikels der Mitteldarmdrüse von *Planorbis* (adult). Grosskernige Zellen.

grösser als die normalkernigen, z. T. sogar auffallend gross. Der Kern liegt basal, vom Plasma umgeben. Das Kernplasma erscheint granulös, der Nucleolus hebt sich scharf ab und färbt sich sehr intensiv. Die meisten Kerne sind rund oder oval, doch finden sich auch solche mit scharf eingebuchteten Konturen (Fig. 15 u. 16, Kgs). Das Zellplasma ist stark vakuolisiert; in den Vakuolen liegen schollige Einschlüsse. Der apikale aufgetriebene Teil der Zelle enthält eine grosse Anzahl kleiner, flüssigkeitserfüllter Vakuolen. Im basalen Teile liegen in der Nähe des Kerns ein oder mehrere

auffallende, grosse, dichte Körper, die sich mit Safranin, Eosin, Hämalaun intensiv färben (Fig. 15, Kö). Sie haben z. T. ver-

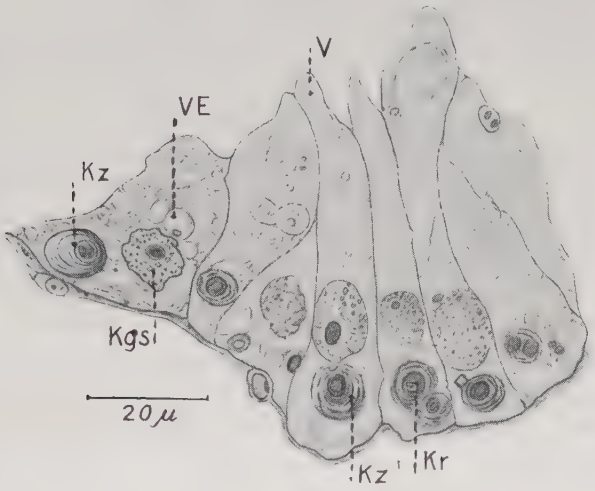

Fig. 16.
Schnitt durch die Wandung eines Follikels der Mitteldarmdrüse von *Planorbis* (adult).

schwommene Konturen; meistens aber sind sie scharf abgegrenzt und weisen oft eine deutliche, konzentrische Schichtung auf (Fig. 16 Kz, Fig. 17 Kz). Manchmal liegt im Zentrum dieser Körper ein stark lichtbrechender, scharf konturierter, kristallartiger Körper, der auf den Schnittbildern quadratisch erscheint (Fig. 16, Kr).

Endlich finden wir noch eine dritte Kategorie von Zellen, deren Zell-Leib von einer einzigen, riesigen Vakuole erfüllt ist (Fig. 17, VV)

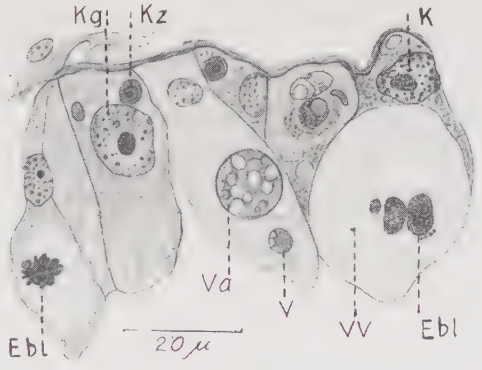

Fig. 17.
Schnitt durch die Wandung eines Follikels der Mitteldarmdrüse von *Lymnaea stagnalis* (adult).

Der Kern ist normal gross und liegt mit der

Hauptmasse des Plasmas in einem engen, basalen Zwickel. Der übrige Teil der Zelle ist blasig aufgetrieben, der dünne Plasmaschlauch umschliesst einen grossen, höchst wahrscheinlich mit Flüssigkeit erfüllten Hohlraum, in dem Einschlüsse verschiedener Art suspendiert sind. Bald sind es Flüssigkeitsvakuolen (Fig. 17, V), von denen oft mehrere zu einer grossen Ansammlung zusammengeschlossen sind (Fig. 17, Va), bald sehen die Einschlüsse wie feste Körper oder wie geschrumpfte, blasenartige Gebilde aus (Fig. 17, Ebl).

Alle diese in den Zellen enthaltenen Einschlüsse färben sich, je nach der Färbung des Präparates, in allen möglichen Nuancen, von rot über gelb und grün bis zu blau, violett und schwarz, sodass es nicht angeht, abgesehen von ihrer mit grösster Wahrscheinlichkeit anzunehmenden Eiweissnatur, aus ihrer Färbung auf ihre stoffliche Zusammensetzung zu schliessen. In ungefärbten Präparaten erscheinen sie farblos.

Bei Tieren, die einige Zeit gehungert haben, findet man im Lumen der Follikel, namentlich in den Hauptlumina der Drüse und am Übergang derselben in den Magen, grosse Mengen abgestossener Zellen, namentlich viele grosse Zellkerne. Ob es sich dabei um Zellen handelt, die nach Erfüllung ihrer Funktion und Lebensdauer abgestossen und durch andere ersetzt werden, lässt sich nicht entscheiden.

Wenn ich nun die von mir beobachteten Zellen den in der Literatur beschriebenen zu homologisieren suche, so gelingt das nirgends restlos. Es lassen sich wohl Vergleiche mit den von Barfurth und von Biedermann und Moritz beschriebenen Zellarten, auch mit den verschiedenen Stadien der Fermentzellen Krijgsmans anstellen, aber nie ergibt sich ein vollständig entsprechendes Bild. Vor allem ist bemerkenswert, dass die bei den Wasserpulmonaten so auffallende Diversität in der Grösse und Struktur der Kerne von keinem der Autoren erwähnt wird. Ich habe mich in der Tat an Präparaten von *Helix*-Drüsen überzeugen können, dass hier diese vom üblichen Aspekt so abweichenden Kerne nicht zu sehen sind. Ob mit dieser morphologischen Verschiedenheit zwischen Land- und Wasserpulmonaten auch ein funktioneller Unterschied Hand in Hand geht, lässt sich natürlich auf Grund der Schnittbilder allein nicht feststellen. Es scheint mir überhaupt nicht angängig, aus histologischen Befunden allein auf die physiologische Funktion der Drüse zu schliessen, wie es

z. B. Peczenik tut. Ich kann mich deshalb seinen Schlussfolgerungen nicht ohne Weiteres anschliessen, wenn auch manche Zelltypen und namentlich die in den Zellen enthaltenen Einschlüsse auf meinen Schnittbildern grosse Ähnlichkeit mit seinen Zeichnungen und Beschreibungen aufweisen. Es erscheint mir auch fraglich, ob bei diesen doch weit evoluierten und hoch organisierten Formen der primitive Vorgang der Phagozytose der einzige Weg der Nahrungsaufnahme sein kann. Krijgsman (1929) lehnt auf Grund seiner eigenen gründlichen und sorgfältigen Untersuchungen Peczeniks Schlussfolgerungen als nicht genügend begründet und seine Untersuchungsmethoden als viel zu einfach und ungenügend ab.

Es wäre interessant, mit den von Krijgsman bei *Helix* angewandten Methoden auch die Wasserpulmonaten zu untersuchen; doch haben einige wenige physiologische Vorversuche, die sehr komplexe Bilder ergaben, gezeigt, dass eine funktionelle Analyse der Drüse weit über den Rahmen dieser Arbeit, die ja vor allem die Embryonalperiode berücksichtigen soll, hinausführen würde.

Es sei hier nur die Möglichkeit angedeutet, dass wir es nicht mit mehreren getrennten Kategorien von Zellen zu tun haben, sondern, ähnlich wie es Krijgsman bei *Helix* annimmt, mit verschiedenen Stufen, die ein oder mehrere Zelltypen durchlaufen, also mit Stadien eines physiologischen Vorganges, der Sekretion oder Resorption sein kann, vielleicht auch die beiden Funktionen umfasst. Die von mir beschriebenen Zellen sind nämlich nur die markantesten Typen aus einer langen Stufenreihe von Aspekten, in der jede Zwischenform zu finden ist: Zellen ohne Einschlüsse, dann Einschlüsse in geringer bis grosser Menge, lose verteilt oder zu einem oder mehreren Gebilden zusammengeballt, bald direkt im Plasma liegend, bald in einzelnen kleinen, bald in einer ganz grossen Vakuole eingeschlossen. Für die Möglichkeit einer Einheit des Zelltypus spricht auch der Umstand, dass bald die eine, bald die andere Zellart an Zahl überwiegt, sodass nicht nur die Drüsen verschiedener Tiere, sondern sogar Teile derselben Drüse ein ganz verschiedenartiges Bild bieten können. Es spricht dafür auch die Tatsache, dass die Einteilung in normalkernige und grosskernige Zellen sich nicht restlos durchführen lässt. Grössenmessungen der Kerne ergaben nicht zwei gut gesonderte Kategorien, sondern es finden sich auch alle möglichen Zwischenstufen, die sehr wohl

Übergangsstadien von der einen Grössenordnung zur andern darstellen können. Es wird heute vielfach eine Mitwirkung der Kerne an der Bildung der Fermente angenommen. Krüger (1923) gibt im Anhang an seine Arbeit über die Zementdrüsen der Cirripedien eine Zusammenfassung der wichtigsten diesbezüglichen Mitteilungen in der Literatur. Meine Präparate zeigen Bilder, die sich sehr wohl so deuten lassen, dass der Kern der Mitteldarmdrüsenzellen bei der Funktion der Zelle eine aktive Rolle spielt, wobei er in gewissen Phasen der Tätigkeit mächtig anschwillt, in andern unter Substanzabgabe zusammenschrumpft.

2. Die Differenzierung des embryonalen Magenepithels zum Mitteldarmdrüsen-Gewebe.

Wir haben früher gesehen (p. 191), dass das aus der Magenwandung auswachsende, noch undifferenzierte Epithel sich zum Drüsengewebe umzuwandeln beginnt. Verfolgen wir nun diesen Vorgang genau und vergleichen wir die sich differenzierenden Zelltypen mit denen der adulten Drüse, so zeigt sich folgendes:

Bei einem 10 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris* stellt der Schnitt der auswachsenden Drüsenwand noch ein ebenmässig breites Band dar, in dem nebeneinander gleichartige, niedrige Zellen mit Kernen von nur unbedeutendem Grössenunterschied liegen (Fig. 18). Bei einem um einen Tag älteren Embryo derselben Art finden wir bereits die keulenförmig ins Lumen ragenden, unregelmässig langen, typischen Mitteldarmdrüsen-Zellen mit ihrem vakuolisierten Plasma, das wie in der adulten Drüse von scholligen Einschlüssen durchsetzt ist. Auf diesem Stadium zeigt sich nun deutlich der Grössenunterschied der Kerne (Fig. 18*a*, Kn, Kg). Aus dem gleichmässigen, undifferenzierten Gewebe entwickeln sich in den ersten Stunden die zwei Typen der normalkernigen und der grosskernigen Zellen. Ob es sich hierbei um eine bleibende Differenzierung in zwei getrennte Kategorien von Zellen handelt, oder ob die Drüsenzellen, die im Laufe ihrer Tätigkeit periodisch verschiedene morphologisch und physiologisch andersgeartete Stadien durchlaufen, schon jetzt mit dieser Tätigkeit begonnen haben, lässt sich auf Grund des vorliegenden Materiales nicht entscheiden. Sicher ist jedenfalls, dass die Differenzierung sogleich nach dem

Auswachsen des Epithels einsetzt und dass sie sich gerade in der Bildung der grossen Kerne am auffälligsten dokumentiert.

Auf diesem Stadium beginnt auch bereits die Bildung grosser Vakuolen. Auf Figur 18*a* sieht man sie deutlich, namentlich in unmittelbarer Umgebung der grossen Kerne, wohl im Zusammenhang mit deren Differenzierung und Tätigkeit.

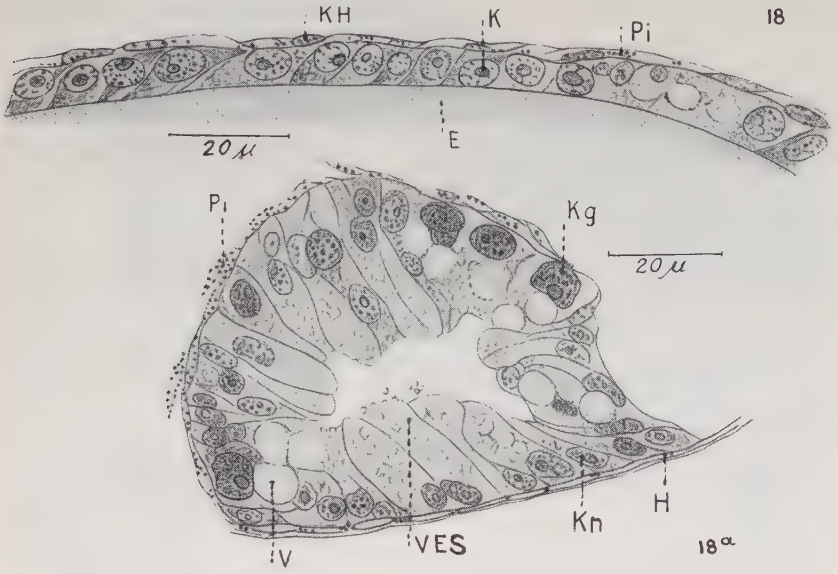

Fig. 18.

Schnitt durch das auswachsende Magenepithel eines 10 Tage alten Embryos von *Lymnaea palustris*. Die Zellen sind durch den Druck des Eiweisses im Eiweiss-Sack in eine schiefe Lage gedrückt worden.

Fig. 18 *a*.

Schnitt durch die Wandung eines Lappens der Mitteldarmdrüse eines 11 Tage alten Embryos von *Lymnaea palustris*.

Alle Differenzierungsmerkmale treten von Tag zu Tag schärfer hervor. Die Einschlüsse in den Zellen sind am Anfang noch wenig differenziert; diejenigen, die wir in den ersten Tagen nach der Drüsenbildung im apikalen Teile der jetzt schon blasig vorgetriebenen Zellen finden, erinnern in Färbung und Aussehen stark an das die Zelle umgebende Eiweiss. Die deutlich sich abhebenden, geballten und traubenartigen Aggregate finden wir bei Embryonen noch nicht, sondern erst bei jungen Tieren. Sie sind offenbar das

Ergebnis schon erfolgter, wenn auch geringer Nahrungsaufnahme, etwa Algen von den Wänden der Aquarien.

Gleichzeitig mit der Differenzierung des neugebildeten Epithels beginnt auch seine Faltung, die zur Schlauchbildung führt. Fig. 12 zeigt uns einen Schnitt durch ein sich eben einbuchtendes Stück der Drüsenwand einer frisch geschlüpften *Planorbis*. Eine einzelne Falte ist in Figur 19 stärker vergrössert gezeichnet. Wir sehen deutlich die Vakuolen-Bildung, die scholligen Einschlüsse im Plasma und den Grössenunterschied zwischen den Kernen. Es fällt auf, dass das Plasma der grosskernigen Zellen, namentlich in der Umgebung der Kerne, sich deutlich von dem der übrigen Zellen abhebt, wiederum ohne Zweifel eine mit dem gesamten Aktivitätszustand der betreffenden Zellen im Zusammenhang stehende Differenzierung.

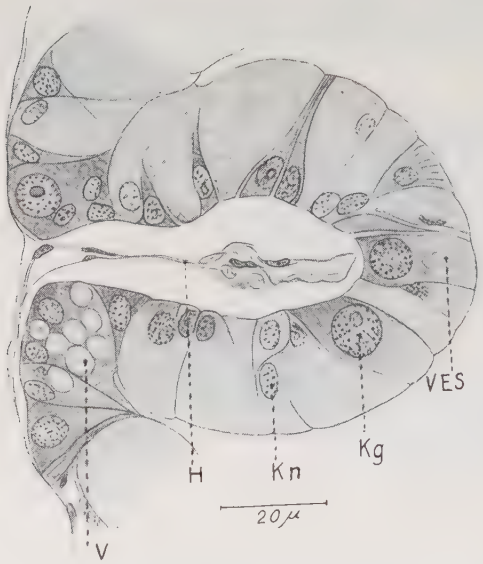

Fig. 19.
Schnitt durch einen sich einbuchtenden Lappen des Mitteldarmdrüsen-Epithels einer frisch geschlüpften *Planorbis*. Das Bild zeigt den in Figur 12 mit L bezeichneten Lappen bei stärkerer Vergrösserung.

In Figur 20 haben wir einen Schnitt durch einen Drüsenfollikel einer vier Tage alten *Lymnaea* vor uns. Hier finden wir ausser den eben genannten Zelltypen auch die blasigen Zellen mit ihren auffallenden Einschlüssen. Damit sind wir bei dem Entwicklungsstadium angelangt, auf dem alle für die adulte Drüse typischen Zellkategorien ausgebildet sind. Wir finden aber noch nicht alle Zwischenstufen der Zellgestalten und noch nicht alle Phasen der Einschlüsse vertreten. Dieses Faktum scheint mir wiederum anzudeuten, dass wir es bei diesen Zwischenformen mit Übergangsstufen der Differenzierung zu tun haben, die im Zusammen-

hange mit der Tätigkeit der Zellen auftreten und in den ersten Lebenstagen der Drüse noch nicht alle vorkommen. Die Vermutung, die einzelne Zelle durchlaufe periodisch verschiedene physiologisch und morphologisch anders geartete Phasen, wird durch diese Tatsache gestützt und gewinnt an Wahrscheinlichkeit.

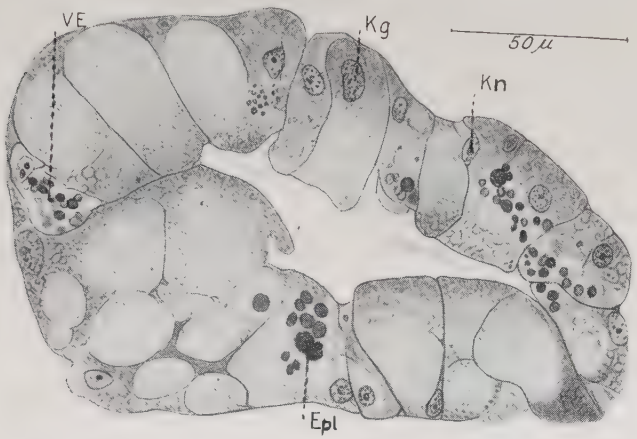

Fig. 20.
Schnitt durch einen Follikel der Mitteldarmdrüse von *Lymnaea stagnalis*. 4 Tage nach dem Schlüpfen.

Die Feststellung, dass wir bei wenige Tage alten Tieren die Grundtypen der Zellelemente der Mitteldarmdrüse ausgebildet finden, berechtigt uns, in diesem Zeitpunkte die Entwicklung des Organs als abgeschlossen zu betrachten. Die Lebensweise und Ernährung des jungen Tieres, die sich von jetzt an von der des erwachsenen in gar nichts unterscheidet, macht ja auch ein typisches Funktionieren der Drüse sehr wahrscheinlich.

III. TEIL.

DIE NUCHALZELLEN.

An den Embryonen der Wasserpulmonaten zeigt sich vorübergehend, während einer bestimmten Zeitspanne der Entwicklung, eine sehr auffällige Gruppe ausserordentlich grosser, frei im Bindegewebe eingelagerter Zellen in der „Nackengegend". Sie sind von den meisten Autoren beobachtet und beschrieben worden, aber ihr Schicksal sowie ihre mutmassliche Funktion wurden auf die verschiedenste Weise gedeutet.

Als erster hat Lereboullet (1862) die Zellen gesehen und gedeutet. Er beschreibt sie und schildert dann, wie er gegen den Zeitpunkt des Ausschlüpfens hin an Stelle dieser Zellen nur noch eine Ansammlung gelber, fettähnlich aussehender Granula findet. Inmitten dieser Granula liegen vier grosse, kugelige, durchsichtige Körper mit opakem Kern, deren Lage und Grösse genau der der späteren Ober- und Unterschlundganglien entspricht. Der Autor zieht daher den Schluss, dass aus ihnen diese Ganglien entstehen und dass die fett- oder eiweissartigen Granula, die Überreste der grossen Nackenzellen, ihnen die dazu nötigen Elemente liefern und somit als erste Anlage des Nervensystems anzusehen sind.

Wolfson (1880) beschreibt die Zellen als „einen beträchtlichen Haufen grosser Zellen, die grell von allen übrigen Geweben des Embryos abstechen. Sie enthalten ein grobkörniges, in mehrere grosse Ausläufer sich verästelndes Protoplasma und einen grossen, deutlichen Kern mit vielen Nucleoli". Er vergleicht die Zellen mit den multipolaren Nervenzellen aus der grauen Hirnsubstanz der Wirbeltiere, und es unterliegt für ihn keinem Zweifel, dass wir es auch hier mit einem Nervengebilde zu tun haben. Da beim erwachsenen Tiere keine Spur mehr von diesen Zellen zu sehen ist, hält sie Wolfson für ein Embryonalorgan und zwar für das Embryonalhirn.

Fol (1879/80), von dem der Name „cellules nucales" stammt, beschreibt die Zellen sehr eingehend und nimmt an, dass sie, obwohl

ektodermaler Herkunft, später mit dem Mesoderm verschmelzen und mit ihm an der Bildung der mesodermalen Gewebe Anteil nehmen. Er sucht ihr frühzeitiges und vorübergehendes Erscheinen damit zu erklären, dass er sie als rudimentäres Überbleibsel eines früher physiologisch wichtigen Organes hält. Fol anerkennt weder die Auffassung Lereboullets (1862) noch diejenige Lankesters (1874), der die Nuchalzellen ebenfalls als Anlage des Oberschlundganglions beschreibt.

Rabl (1879) erwähnt die Zellen als „ein Organ, dessen Bedeutung mir völlig rätselhaft geblieben ist".

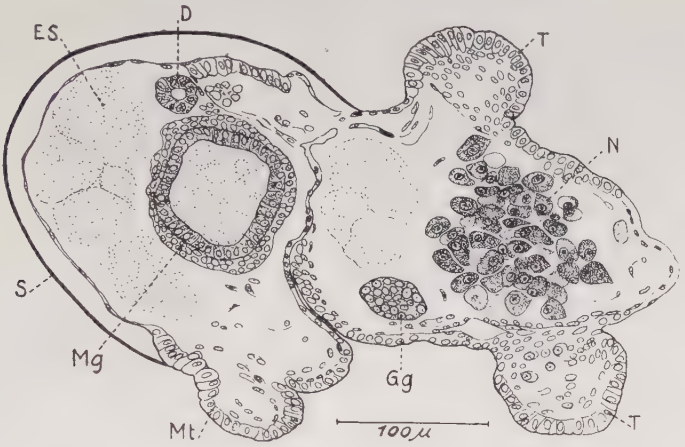

Fig. 21.
Längsschnitt durch einen 9 Tage alten Embryo von *Lymnaea stagnalis*.

Endlich befasst sich Wierzejski (1905) sehr eingehend mit den Nuchalzellen. Er hat ihre Herkunft zu ermitteln versucht und sagt: „Bei *Physa* sind mir zwar ihre Mutterzellen unbekannt geblieben, aber es unterliegt keinem Zweifel, dass sie dem sekundären Mesoderm entstammen, aus dessen Derivaten sie sich sehr zeitlich zu differenzieren beginnen". Nach Wierzejski bilden die Zellen keine Organanlage. Er vermutet, dass sie während des Larvenlebens neben der Urniere als Exkretionsorgan funktionieren. Dafür spräche ihre Lage in der Nähe der innern Urnierenarme, wo eine grosse Quantität der Leibesflüssigkeit angesammelt ist, dann der Umstand, dass man in ihnen oft grosse Vakuolen

und glänzende Körnchen findet und dass ihre stärkste Vermehrung in der Zeit stattfindet, in der die Urnieren zu atrophieren beginnen.

Diese Ansicht wird nur als Vermutung geäussert, und auch über das Endschicksal der Nuchalzellen kann sich Wierzejski nicht mit Bestimmtheit aussprechen. Er nimmt an, dass sie durch einen Rückbildungsprozess abgebaut werden, bei dem kleine Bindegewebszellen als Phagozyten wirken. Er glaubt, einzelne seiner

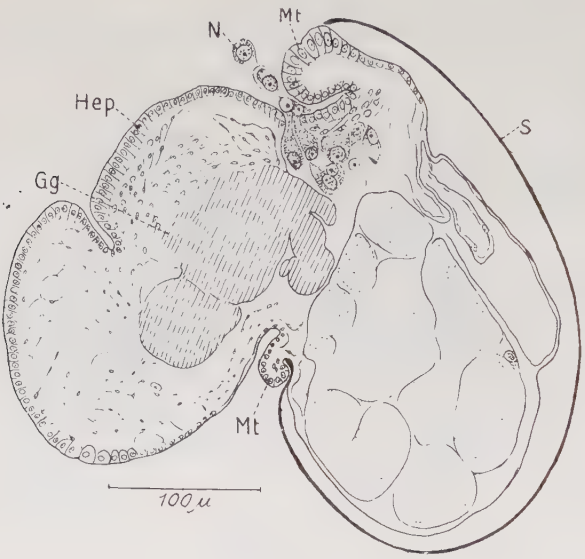

Fig. 22.

Schnitt durch einen 11 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*. Eine der Austrittstelle entsprechende Stelle ist in den Figuren 23 und 24 bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet.

Schnittbilder in diesem Sinne deuten zu müssen (1905, Fig. 117*b* und 117*a*).

Aus den Beschreibungen und Abbildungen geht hervor, dass alle Autoren dieselben Zellen gesehen und beobachtet haben, wenn auch ihre Schilderungen in Einzelheiten etwas divergieren.

Ich habe die Nuchalzellen bei allen drei von mir in ihrer Entwicklung verfolgten Arten der Wasserpulmonaten beobachtet. Der Zeitpunkt ihres Auftretens und Verschwindens ist wie alle Phasen dieser Embryogenese variabel. Das Auftreten scheint arttypisch etwas verschieden zu sein. Bei *Physa* fand ich sie schon

bei zweitägigen Embryonen, bei denen die Schalendrüse ausgebreitet, die Radula noch gar nicht angelegt war, bei *Lymnaea* erstmalig an viertägigen, etwas weiter fortgeschrittenen, und bei *Planorbis* an sechstägigen Embryonen, bei denen die Radulaanlage schon zu sehen war. Das Verschwinden der Nuchalzellen fällt bei allen Arten in die letzte Zeit vor dem Ausschlüpfen.

Die Zellen liegen in der „Nackengegend" zwischen den Tentakeln (Fig. 21). Ich fand sie nur in der allerersten Zeit ihres Auftretens in zwei Gruppen paarig angeordnet, dann sehr bald zu einem einzigen medianen Haufen vereinigt, aber jede der Zellen isoliert im Bindegewebe liegend, ohne Zusammenhang unter sich oder mit irgend einem andern Organ. Einzelne Zellen finden sich manchmal ziemlich weithin zerstreut, bis ins Gewebe des Mantels hinein oder dem Eiweiss-Sack anliegend (Fig. 11). Da ihre Lage der der Oberschlundganglien entspricht, so liegen sie später, d. h. nach der Entstehung der Ganglien, in deren unmittelbaren Nähe, was zu der Annahme beigetragen hat, die Ganglien entstünden aus diesen Zellen.

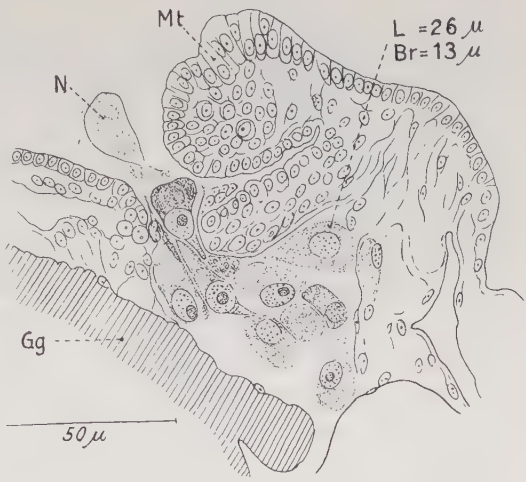

Fig. 23.
Schnitt durch die Austrittstelle der Nuchalzellen an einem 11 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.
Das Bild stellt die Austrittstelle der Figur 22, an einem andern Schnitt derselben Serie bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, dar.

Die Nackenzellen sind grösser als irgendwelche andern Zellen des Embryos (mit Ausnahme der grossen Eiweisszellen). Sie erreichen eine Länge von 26 μ auf 13 μ Breite. Der Grössenunterschied im Vergleich mit den Ganglienzellen zeigt sich deutlich auf Figur 21. Sie sind rundlich oder oval, sehr oft an einem oder beiden Enden spitz ausgezogen und manchmal polyedrisch gegeneinander abgeplattet. Nie fand ich sie in mehrere Ausläufer sich

verästelnd wie multipolare Nervenzellen, noch den Kern mit zahlreichen Nucleoli wie sie Wolfson beschreibt.

Am lebenden Tiere erscheinen die Zellen mit stark lichtbrechenden, kristallartigen Konkrementen erfüllt, die von einem dünnen Plasmamantel umgeben sind. Auf den Präparaten sind diese Bildungen nur manchmal erhalten, am besten bei osmiumtetroxydhaltiger Fixierung. Sehr oft sind sie aufgelöst, das Plasma erscheint homogen, fein granuliert, es färbt sich mit Lichtgrün, Eosin, Orange, nimmt auch Safranin und Hämalaun an. Der Kern ist sehr gross, scharf konturiert, granulös strukturiert mit einem grossen, deutlich sich abhebenden Nucleolus, der sich mit Hämalaun, Hämatoxylin und Safranin lebhaft färbt.

Fig. 24.
Schnitt durch die Austrittstelle der Nuchalzellen an einem 11 Tage alten Embryo von *Lymnaea palustris*.
Das Bild stellt die Austrittstelle der Figur 22, an einem andern Schnitt derselben Serie bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet, dar.

Welches ist nun das Schicksal dieser rätselhaften Zellen ? Die bisher ausgesprochenen Vermutungen stehen sich diametral gegenüber und bieten keine Erklärung. Die einzige feststehende Tatsache ist die, dass die Zellen beim jungen Tiere nicht mehr vorhanden sind.

Ich habe versucht, auf möglichst lückenlosen Schnittserien aller Altersstadien das Schicksal dieser Riesenzellen zu verfolgen und konnte beobachten, und zwar am Präparat eines zehntägigen *Lymnaea*-Embryos, wie die Zellen den Körper verlassen. In der Nackengegend, wo sie liegen, schlüpfen sie zwischen den auseinanderweichenden, das Hautepithel bildenden Ektodermzellen hindurch ins umgebende Eiweiss hinaus.

Der Vorgang ist in Figur 22 dargestellt. Die Figuren 23 und 24 zeigen die Austrittstelle an andern Schnitten desselben Präparates, bei stärkerer Vergrösserung gezeichnet. Man sieht, wie die Nuchal-

zellen hinausschlüpfen, manchmal einige Epithelzellen mitreissend, und wie sie im Eiweiss zu zerfallen beginnen. In der Figur 13 bezeichnet AN die Austrittstelle.

Nachdem ich den Vorgang auch auf andern Schnitten, sowie an andern Arten gesehen hatte, versuchte ich, ihn am lebenden Tiere unter dem Mikroskop zu beobachten. Es gelingt dies sehr gut, wenn man sich Zeit nimmt, den richtigen Moment abzuwarten, und es ist eigentlich verwunderlich, dass die älteren Autoren, die doch ihre Beobachtungen meistens am lebenden Tiere machten, den Vorgang nie gesehen haben.

Schon am Tage vor dem Austritt (in einem Falle z. B. am 8. Lebenstage des *Planorbis*-Embryos) zeigen sich die Nuchalzellen als deutlich hervortretende grosse Höcker unter der Nackenhaut und bleiben in dieser Lage bis zu ihrem Austritt. Dieser spielt sich folgendermassen ab: Das Tier bewegt sich normal, kriecht im Ei herum, den Kopf bald weit vorstreckend, bald ihn unter die Mantelhöhle einziehend. Plötzlich tritt eine der Nackenzellen aus der Haut aus; sie erscheint als grünlich-gelbe, mit glänzenden Körnchen gefüllte Kugel mit stark lichtbrechender Kontur. Das zuletzt austretende Ende ist spitz ausgezogen. Mit diesem Ende bleibt die Zelle längere Zeit (oft mehr als eine halbe Stunde) an der Haut haften und hängt so, heftig vibrierend, am Nacken des Tieres. Die Vibration wird wahrscheinlich hervorgerufen durch das lebhafte Flimmern des die ganze Kopf- und Halspartie überziehenden Wimperkleides, dessen wellenartige Bewegung deutlich sichtbar ist. Die an der Haut haftende Zelle verliert während dieser Zeit ihren glatten Umriss und nimmt ein geschrumpftes Aussehen an. Plötzlich wird sie, meistens infolge einer Bewegung des Halses, ganz von der Haut abgetrennt, rollt manchmal über das Zilienfeld bis in die Tentakelgegend und löst sich dann endgültig los. In diesem Moment rundet sie sich zur vollständigen Kugel, dreht sich oft noch mehrere Sekunden lang in einem tollen Wirbel um sich selbst und zerfällt dann im Eiweiss, wobei die sie erfüllenden Konkremente als dichte Wolke auseinanderstieben. Viele der einzelnen Körnchen bleiben noch lange vibrierend an den Zilien der Kopfhaut, auch am Mantelrande und am Rand der Schale haften. Dann sinken sie im Eiweiss nieder und bleiben an der Eihaut als kleine, glänzende Kristalle liegen.

Manchmal erfolgt bei eingezogenem Halse der Austritt der Zellen in der Mantelhöhle, und man sieht dann nur die Wolke von

kleinen Kristallen unter dem Mantelrande hervorstäuben. Es kommt auch vor, dass der Zerfall der Zelle schon beim Durchtritt durch die Haut oder noch unter der Haut erfolgt und nur die einzelnen Konkremente austreten.

Die einzelnen Zellen verlassen den Körper kurz nacheinander, auch mehrere gleichzeitig. Manchmal ist nach ein bis zwei Stunden der Austritt sämtlicher Zellen vollzogen, oft dauert der Vorgang auch mehrere Stunden.

Es bestätigt sich demnach keine der von den verschiedenen Autoren über das Schicksal dieser Zellen aufgestellten Vermutungen. Der Austritt aus dem Körper des schlüpfreifen Tieres beschliesst die Existenz dieser Zellgruppe, die somit wie der Eiweiss-Sack ein typisches embryonales Organ darstellt.

Über die Funktion der Nuchalzellen lässt sich ohne Kenntnis der chemischen Natur der in ihnen enthaltenen Konkretionen nichts bestimmtes aussagen; doch darf man mit hoher Wahrscheinlichkeit annehmen, dass sie exkretorischer Natur ist.

Nach Kenntnis des Schicksals dieser Zellen lassen sich natürlich die verschiedenen Vergleiche, die in der Literatur mit ihnen angestellt werden, nicht aufrecht erhalten. Wierzejski (1905) vergleicht sie z.B. mit den sogenannten Nephrozysten der Opisthobranchier; da dies aber festsitzende, ektodermale Organe sind, die wohl Exkretstoffe produzieren, aber nicht als deren Träger den Körper verlassen, stimmt der Vergleich nicht. Viel eher könnte man sie mit den von Portmann (1931) bei *Buccinum* beschriebenen Kristallzellen in Parallele bringen, die sich an die larvalen Nierenzellen anlegen, sich dort mit Kristallen beladen und mit diesen den Körper auf ähnliche Weise wie die Nuchalzellen verlassen.

In Bronns „Klassen und Ordnungen" (1928, Bd. 3, p. 705) werden die Nuchalzellen mit den von André (1898, 1900) an *Zonites (Hyalinia)* entdeckten und von Zorian (1920) für *Zonites* beschriebenen Phylaziten verglichen. Dieser Vergleich ist ganz unverständlich, da einerseits den Phylaziten eine Verteidigungsfunktion zugeschrieben wird, von der bei den Nuchalzellen nicht die Rede ist und andererseits der Austritt der Nackenzellen aus dem Körper, der allerdings auf ganz ähnliche Weise erfolgt wie der der Phylaziten, nirgends beschrieben worden ist und auch bei diesem Vergleich weder erwähnt noch vorausgesetzt wird.

Ausserdem sind die Nuchalzellen, wie wir gesehen haben, ein Embryonalorgan; sie verlassen den Körper des schlüpfreifen Tieres, während die Phylaziten eine Zellkategorie des adulten

Tieres darstellen, die ständig nachgebildet wird und ihre Funktion während des ganzen Lebens ausübt.

* * *

Wenn wir nun, gestützt auf die Kenntnis der Ontogenese der Süsswasser-Pulmonaten, auf die in der Einleitung (p. 159 angetönte Fragestellung zurückkommen, so können wir feststellen: Bei den Embryonen der Süsswasser-Pulmonaten sind auf Stadien weit vorgeschrittener Organ-Differenzierung einzelne Organe noch im Zustande rein embryonalen Anlagemateriales (die Mitteldarmdrüse); ausserdem besitzen die Embryonen auf diesen Stadien Organe, die dem erwachsenen Tiere fehlen (Eiweiss-Sack, Nuchal-Zellen). Ontogenesestadien mit diesen Merkmalen bezeichnen wir gewöhnlich als Larven, den Gesamtablauf der Ontogenese als eine Entwicklung mit Metamorphose. Wenn man bei Pulmonaten nicht von einer Metamorphose zu sprechen pflegt, so deswegen, weil dieses „Larvenstadium" nicht freilebt, sondern in besonderen Eihüllen eingeschlossen. Der Abbau des Eiweiss-Sackes, die Differenzierung der Mitteldarmdrüse, der Austritt der Nuchalzellen, alle diese Vorgänge fallen ungefähr auf die Zeit des Ausschlüpfens, und wenn ihr vollständiger Ablauf sich oft mehr oder weniger weit über diesen Zeitpunkt hinauszieht, so scheint dies damit zu begründen zu sein, dass der Moment des Schlüpfens beträchtlich variieren kann. Man kann annehmen, dass das Durchscheuern der Eihülle, der Verbrauch des Eiweisses, die vollendete Entwicklung der Muskulatur des jungen Tieres, vielleicht auch Sauerstoffmangel oder andere Faktoren das Ausschlüpfen determinieren in einem Momente, in dem die innere Metamorphose noch nicht vollständig abgelaufen ist.

Die „Larvenphase" läuft also noch innerhalb der Eihüllen ab. Dawydoff (1928) hat den typischen Larvencharakter der Spätstadien der Pulmonaten-Embryogenese wohl erkannt. Er sagt (p. 655): Cependant on ne saurait parler (chez les mollusques à développement direct) d'un développement direct au sens strict du mot. En effet, les stades larvaires existent bel et bien, mais se passent à l'intérieur de l'œuf.

Wir dürfen daher den Entwicklungsgang der Wasserpulmonaten sehr wohl der Kategorie der „Kryptometabolie" zuweisen, wie Jezikow sie 1936 geprägt hat.

ZUSAMMENFASSUNG.

I. Teil.

Die Eigelege von *Lymnaea (Lymnaea) stagnalis* L., *Lymnaea (Stagnicola) palustris* Müller, *Planorbis (Planorbis) corneus* L. und *Physa (s.s.) acuta* Drap. werden in bezug auf Bau, Grösse und Gewicht, Anzahl und Struktur der Eier beschrieben. Das Verhältnis der Laiche zum umgebenden Medium wird untersucht; es wird festgestellt, dass ihre Entwicklung abhängig ist von der Temperatur, den osmotischen Verhältnissen und dem Kalkgehalt des umgebenden Wassers.

Die Gallerte erweist sich als nicht lebenswichtiger Bestandteil des Eigeleges.

Das Verhalten der frischgeschlüpften Tiere wird durch das Aufsuchen der Atemluft charakterisiert. Die jungen Schnecken kriechen über den Wasserspiegel und füllen dort ihre Atemhöhle erstmals mit Luft. Entsprechende Versuche ergaben, dass weder Licht- noch Nahrungsreize den Ablauf der ersten Handlung des jungen Tieres beeinflussen; diese ist stets das Luftholen.

II. Teil.

In der frühen Ontogenese findet ein vorübergehender Verschluss des Urmundes statt.

Das Entoderm sondert sich frühzeitig in zwei Zellkategorien, deren eine die Anlage des Mittel- und Enddarmes mit dem Magen bildet, während aus der andern der Eiweiss-Sack hervorgeht, dessen Zellen das in der Eikapsel enthaltene Eiweiss aufnehmen.

Die Mitteldarmdrüse entsteht durch Auswachsen der embryonalen Magenwand, die den Eiweiss-Sack umwächst und sich zum Drüsenepithel differenziert. Die Umwachsung beginnt ungefähr um die Mitte der Embryonalzeit und ist wenige Tage nach dem Ausschlüpfen beendet, zugleich mit der Differenzierung.

Während der Umwachsung zerfällt der Eiweiss-Sack. Er ist ein embryonales Organ, dessen Zerfall ungefähr mit dem Zeitpunkt

des Schlüpfens zusammenfällt. Alle Phasen der Ontogenese sind in ihrem zeitlichen Ablauf sehr variabel.

Die histologische Struktur der Mitteldarmdrüse wird beschrieben und ihre Differenzierung aus dem auswachsenden Magenepithel verfolgt. Die Drüse erweist sich als in ihrem histologischen Bau von derjenigen von *Helix* stark abweichend, was auch auf eine funktionelle Verschiedenheit hindeutet. Sie besteht aus zwei Kategorien von Zellen; die eine weist Zellkerne von „normaler" Grösse auf, die andere besitzt ungewöhnlich grosse Kerne, in deren Nähe ein dichter, grosser, oft konzentrisch geschichteter Körper liegt, der manchmal ein kristallartiges Konkrement umschliesst. Eine Anzahl der „normalkernigen" Zellen enthält eine grosse Vakuole, die den aufgetriebenen Zell-Leib beinahe vollständig erfüllt. Die verschiedenen Zelltypen — es finden sich ausserdem eine ganze Reihe von Zwischenstufen — sind möglicherweise verschiedene Stadien derselben Zellart und entsprechen in diesem Falle verschiedenen Funktionsstadien.

III. Teil.

Die Nuchalzellen sind ein embryonales Organ. Sie verlassen mit kristallartigen Konkrementen beladen den Körper des schlüpfreifen Tieres. Der Austritt erfolgt zwischen den Zellen des Hautepithels hindurch am „Nacken" zwischen den Tentakeln.

Die Embryonen der Wasserpulmonaten weisen die Merkmale einer Metamorphose auf; die „Larvenphasen" verlaufen jedoch noch innerhalb der Eihüllen, sodass der Entwicklungsablauf in die von Jezikow vorgeschlagene Kategorie der „Kryptometabolie" einzureihen ist.

ERKLÄRUNG DER IN DEN FIGUREN VERWENDETEN ABKÜRZUNGEN *

A	After.
AD	Ausmündung des Darms aus dem Magen.
Ag	Auge.
Am	Ausmündungsstelle des Enddarms, noch geschlossen.
AN	Austrittstelle der Nuchalzellen.
D	Darm.
Dm	Überreste des ursprünglichen Dottermaterials.
E	Eiweiss.
Ebl	Blasenartige Einschlüsse.
Ed	Enddarm.
Ek	Kern einer Eiweisszelle.
Ekt	Ektoderm.
Ep	Das sich einbuchtende Mitteldarmdrüsenepithel.
Epl	Einschlüsse unmittelbar im Plasma.
ES	Eiweiss-Sack.
Ez	Eiweisszelle.
F	Follikel der Mitteldarmdrüse.
Fe	Fettkörnchen.
Fl	Flüssigkeitsvakuolen im Plasma.
Fw	Wandung eines angeschnittenen Follikels der Mitteldarmdrüse.
G	Mit Eiweiss gefüllte Gastralhöhle.
Gg	Ganglion.
Gl	Linker schmaler Streifen des kleinzelligen Gürtels.
Gr	Rechter breiter Streifen des kleinzelligen Gürtels.
H	Hüllmembran.
Hep	Hautepithel.
K	Kern.
Kbl	Kopfblase.
Kf	Kiefer.
Kg	Grosser Kern.
Kgs	Grosser Kern mit geschrumpfter Kontur.
KH	Kerne der Hüllmembran.
Kn	Normal grosser Kern.
Kö	Körper in der Nähe des Kerns.
Kr	Konzentr. geschichteter Körper mit Kristall im Innern.
Kz	Konzentr. geschichteter Körper.
M	Mundöffnung.
Md	Mitteldarm.
Mg	Magen.
Mh	Mundhöhle.
Mt	Mantel.
Mw	Auswachsendes Magenepithel.
Mwg	Auswachsende Wand der Mitteldarmdrüse, grosse Kalotte.
Mwk	Auswachsende Wand der Mitteldarmdrüse, kleine Kalotte.
N	Nuchalzellen.
Nz	Normalkernige Zellen.
Oes	Ösophag.
P	Fuss.
R	Radulatasche.
Pi	Pigmenteinlagerungen.
S	Schale.
Sch	Schalendrüse.
SchAnl	Schalendrüsenanlage.
SchR	Schlundkopf mit Radulatasche.
Sp	Speicheldrüse.
St	Stomodäum.
Stat	Statozyste.
T	Tentakel.
Umw	Umbiegungsstelle des auswachsenden Magenepithels.
V	Vakuole.
Va	Zusammengeballte Flüssigkeitsvakuolen.
VE	Vakuole mit Einschlüssen.
VES	Vakuole mit scholligen Einschlüssen im Plasma.
VV	Grosse Vakuole.

* Die Zeichnungen wurden von Herrn Universitätszeichner A. Dressler nach den Angaben der Verfasserin ausgeführt.

LITERATUR.

1898. André, E. *Organes de défense tégumentaires chez le Zonites (Hyalinia) cellularius Gray.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 21.

1900. —— *Organes de défense tégumentaires des Hyalinia.* Revue Suisse de Zoologie, Bd. 8.

1935. Baldwin, E. *The energy sources in ontogenesis:* 8. *The respiratory quotient of developing Gastropod eggs.* The Journal of Experimental Biology, Vol. 12, No. 1.

1883. Barfurth, D. *Über den Bau und die Tätigkeit der Gastropodenleber.* Archiv für mikroskop. Anatomie, Bd. 22.

1899. Biedermann, W. und Moritz, P. *Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung.* Archiv für die ges. Physiologie, Bd. 75.

1908-28. Bronns *Klassen und Ordnungen des Tierreichs.* 3. Band: *Mollusca*, 2. Abt.: *Gastropoden*, 2. Buch: *Pulmonaten.* Bearbeitet von H. Simroth und H. Hoffmann.

1892. Cuénot, L. *Etudes physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés.* Archives de Biologie, T. 12.

1911-12. Dawson, J. *The Biology of Physa.* Behavior Monographs, Vol. 1, No. 4. The Johns Hopkins University.

1828. Dawydoff, C. *Traité d'embryologie comparée des Invertébrés.* Masson et Cie, Paris.

1926. Ellis, A. E. *British Snails.* Oxford. (Zitiert von Baldwin.)

1902. Enriquez, P. *Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni.* Mitteil. der Zoolog. Station Neapel, Bd. 15.

1879-80. Fol, H. *Sur le développement des Gastéropodes pulmonés.* Archives de Zoologie expérimentale, T. 8.

1900. Holmes, S. J. *The early development of Planorbis.* Journal of Morphology, Vol. 16.

1936. Jezikow, J. *Einige Betrachtungen über die Typen der Entwicklung von Metazoen aus dem Ei.* C.R. de l'Acad. sc. U.R.S.S., N.S., Vol. 2, Nr. 9.

1890. Korschelt und Heider. *Lehrbuch der vergl. Entwicklungs-Geschichte der wirbellosen Tiere.* Spez. Teil, I. Heft.

1925. Krijgsman, B. J. *Arbeitsrhythmus der Verdauungsdrüsen bei Helix pomatia* I. Teil. Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 2.

1929. —— *Id.* II. Teil. Ibid., Bd. 8.

1923. Krüger, P. *Studien an Cirripedien. III. Die Zementdrüsen von Scalpellum. Über die Beteiligung des Zellkerns an der Sekretion.* Arch. mikr. Anatomie, Bd. 97.

1908. Künkel, K. *Vermehrung und Lebensdauer der Limnaea stagnalis.* Nachrichtsbl. Deutsch. Malakozool. Ges. Frankfurt a./M.

1874. Lankester, E. Ray. *Observations on the development of the Pond-Snail (Limnaeus stagnalis) and the early stages of other Mollusca.* Quarterly Journ. of Microscop. Science.

1862. Lereboullet, A. *Recherches sur le développement du Limnée des étangs (Limn. stagn. Lam.).* Ann. Sci. Nat., 4me série, t. 18.

1929. Nekrassow, A. D. *Vergl. Morphologie der Laiche von Süsswasser-Gastropoden.* Zeitschr. f. Morphol. und Ökol. d. Tiere, Berlin, Bd. 13.

1925. Peczenik, O. *Über intrazelluläre Eiweissverdauung in der Mitteldarmdrüse von Limnaea.* Zeitschr. vergl. Physiol., Bd. 2.

1931. Portmann, A. *Beobachtungen über die Exkretionsvorgänge bei Prosobranchierlarven.* Verh. Schweiz. Nat. Ges.

1932. —— *Die Larvenmerkmale des Darmkanals von Fusus.* Verh. Schweiz. Nat. Ges.

1936. Precht, H. *Der Beginn der Luftatmung bei Planorbiden und deren Abhängigkeit von äussern Faktoren.* Zoolog. Anzeiger, Bd. 115.

1917. Rajat, H. *L'action du chlorure de sodium sur les Mollusques aquatiques.* Comptes rendus hebdomadaires Soc. de Biologie, t. 80.

1875. Rabl, C. *Die Ontogenie der Süsswasserpulmonaten.* Jenaische Zeitschr. f. Naturwissensch., Bd. 9.

1879. —— *Über die Entwicklung der Tellerschnecke.* Morphol. Jahrbuch, Bd. 5.

1906. Walter, H. E. *The behavior of the Pond Snail (Lymnaeus elodes Say).* Cold Spring Harbor Monogr.

1880. Wolfson, W. *Die embryonale Entwicklung des Lymnaeus stagnalis.* Auszug aus der russ. Abhandl. in Bulletin de l'Académie Imp. des Sciences de Saint-Pétersbourg, t. 26.

1905. Wierzejski, A. *Embryologie von Physa fontinalis L.* Zeitschrift f. wissensch. Zoologie, Bd 83.

1920. Zorian, E. *Recherches histologiques sur les genres Hyalinia et Zonites.* Genève, Imprimerie Albert Kundig.